

SÉRIE A N° 3113

N° D'ORDRE

3985

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

BRANKO BOŽIĆ

1^{re} THÈSE. — LE GENRE *Tigriopus* NORMAN (Copépodes Harpacticoïdes)
ET SES FORMES EUROPÉENNES ; RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 13 Février 1958 devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT, *Président.*

TEISSIER
LAMOTTE } *Examineurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

—
1960

SÉRIE A N° 3113

N° D'ORDRE

3985

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

BRANKO BOŽIĆ

1^{re} THÈSE. — LE GENRE *Tigriopus* NORMAN (Copépodes Harpacticoides)
ET SES FORMES EUROPÉENNES ; RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 13 Février 1958 devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT, *Président.*

TEISSIER / *Examinateurs.*
LAMOTTE \



PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

1960

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

G. JULIA.....	T Analyse sup. et Algèbre sup.	CHOQUET.....	T Calcul différentiel et intégral.
FOCH.....	T Mécanique phys. et expérim.	FELDMANN.....	Biologie (P. C. B.).
PAUTHENIER.....	T Electrotechnique générale.	GUINIER.....	T Physique des solides.
DE BROGLIE.....	T Théories physiques.	JOST.....	T Physiologie comparée.
PRENANT.....	T Anatomie et Histologie comp.	FORTET.....	T Calcul des probabilités.
GARNIER.....	T Géométrie supérieure.	SCHWARTZ.....	T Calcul différentiel et intégral.
PÉRÈS.....	T Mécan. des fluides et applicat.	CHOUARD.....	T Physiologie végétale.
LAUGIER.....	T Physique générale.	MALAVARD.....	T Aviation.
M. CURIE.....	T Physique (P. C. B.).	BRELOT.....	T Calcul différentiel.
BARRABÉ.....	T Géologie structurale et Géologie appliquée.	NORMANT.....	T Chimie organique (P. C. B.).
G. DARMOIS.....	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.	BÉNARD.....	T Chimie minérale.
J. BOURCART.....	T Géographie physique et Géologie dynamique.	BUVAT.....	T Botanique (E. N. S.).
PLANTEFOL.....	T Botanique.	DUGUE.....	T Statistiques mathématiques.
GRASSÉ.....	T Évolution des êtres organisés.	GÉLOSO.....	Chimie (S. P. C. N.).
PRÉVOST.....	T Chimie organique.	SOULAIRAC.....	T Psychophysiologie.
BOULIGAND.....	T Application de l'analyse à la Géométrie.	ULRICH.....	T Physiologie végétale.
CHAUDRON.....	T Chimie appliquée.	MARÉCHAL.....	T Optique théor. et appliquée.
WYART.....	T Minéralogie.	KIRRMANN.....	T Théories chimiques.
TEISSIER.....	T Zoologie.	CHADEFAUD.....	Botanique.
MANGENOT.....	T Biologie Végétale.	DESTRIAU.....	T Physique (M. P. C.).
P. AUGER.....	T Phys. quantique et Relativité.	M ^{lle} LE BRETON.....	T Physiologie générale.
MONNIER.....	T Physiologie générale.	SALEM.....	T Mathématiques générales.
PIVETEAU.....	T Paléontologie.	LELONG.....	T Mathématiques générales.
ROCARD.....	T Physique (E. N. S.).	DEVILLERS.....	Anatomie et Histologie comp.
H. CARTAN.....	T Mathématiques (E. N. S.).	EHRESMANN.....	T Topologie Algébrique.
LAFFITTE.....	T Chimie générale.	FRANÇON.....	Physique (M. P. C.).
FAVARD.....	T Géométrie supérieure.	GLANGEAUD.....	T Géographie Physique et Géologie dynamique.
COULOMB.....	T Physique du Globe.	GODEMENT.....	T Mathématiques (M. P. C.).
M ^{lle} COUSIN.....	T Biologie animale (P. C. B.).	PISOT.....	T Calcul des Probabilités.
CHRÉTIEN.....	T Chimie minérale.	ROCHE E.....	T Géologie.
P. DRACH.....	T Zoologie.	SCHATZMANN.....	Astrophysique.
KASTLER.....	T Physique.	TERMIER.....	T Paléontologie stratigraphique.
ÉPHRUSSI.....	T Génétique.	ZAMANSKY.....	T Mathématiques générales.
WURMSER.....	T Biologie Physico-chimique.	JOLIOT.....	T Phys. nucl. et Radio-activité.
RIVIÈRE.....	T Géologie (S. P. C. N.).	LENNUIER.....	Physique (P. C. B.).
GAUTHIERET.....	T Biologie végétale (P. C. B.).	RIZET.....	Génétique.
LUCAS.....	T Recherches physiques.	ROUTHIER.....	Géologie appliquée.
A. THOMAS.....	T Biologie cellulaire.	M ^{me} TONNELAT.....	Théories physiques.
ARNULF.....	T Optique appliquée.	DIXMIER.....	Mathématiques (M. P. C.).
M. MORAND.....	T Physique.	SOUCHAY.....	Chimie générale.
SOLEILLET.....	T Enseignement de Physique.	AGRAIN.....	Physique (P. C. B.).
FORTIER.....	T Mécanique expér. des fluides.	BRUSSET.....	Chimie minérale.
DANJON.....	T Astronomie.	M. LÉVY.....	Physique théorique.
LAPORTE.....	T Phys. gén. et Radio-activité.	LENORMANT.....	Physiologie.
JANET.....	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	M ^{me} CHAIX.....	Chimie biologique.
PETIT.....	T Biologie maritime.	M ^{me} HUREL-PY.....	Biologie végétale (P. C. B.).
QUENEY.....	T Météo. et dynamique atmos.	PIAUX.....	Chimie (P. C. B.).
GALLIEN.....	T Embryologie.	BRUN.....	Mécanique expér. des fluides.
EICHHORN.....	T Biologie Végétale (S. P. C. N.).	LEDERER.....	T Chimie biologique.
DE CUGNAC.....	T Biologie Végétale (S. P. C. N.).	M ^{me} DUBREIL.....	T Mathématiques.
M ^{lle} CAUCHOIS.....	T Chimie physique.	M ^{me} LELONG.....	T Mathématiques (E. N. S.).
THELLIER.....	T Physique du Globe.	BELLAIR.....	T Géologie (S. P. C. N.).
L'HÉRITIER.....	T Génétique.	COTTE.....	T Physique (M. P. C.).
GRIVET.....	T Radio-électricité.	DUBOIS J. E.....	T Chimie (S. P. C. N.).
PONCIN.....	T Mécanique générale.	LAMOTTE.....	Zoologie (E. N. S.).
DUBREIL.....	T Arithmétique et théorie des nombres.	MICHEL.....	Chimie (S. P. C. N.).
QUELET.....	T Chimie organique.	BARCHEWITZ.....	Chimie Physique.
CAGNIARD.....	T Géophysique appliquée.	BROSSEL.....	Physique atomique.
CHAMPETIER.....	T Chimie macromoléculaire.	BUSER.....	Biologie animale (P. C. B.).
CUVILLIER.....	T Géologie structurale et Géologie Appliquée.	CAMUS.....	Biologie végétale (P. C. B.).
JUNG.....	T Pétrographie.	CASTAING.....	Physique Générale.
TRILLAT.....	T Microscopie et diffraction électronique.	CURIEN.....	Minéralogie et Cristal.
WIEMANN.....	T Chimie organ. et structurale.	MOYSE.....	Physiologie végétale.
JACQUINOT.....	T Spectrosc. et Phys. Céleste.	NOIROT.....	Évolut. des Êtres organisés.
VASSY.....	Physique de l'atmosphère.	PANNETIER.....	Chimie (P. C. B.).
DESTOUCHES.....	Théories physiques.	POSSOMPS.....	Biologie animale (P. C. B.).
M. PRUVOST.....	T Géologie.	PULLMANN.....	Chimie théorique.
AMIEL.....	T Chimie générale (P. C. B.).	TEILLAC.....	Phys. nucl. et Radio-activité.
HOCART.....	T Minéralogie.	TONNELAT.....	Biologie Physico-chimique.
J. P. MATHIEU.....	T Physique (P. C. B.).	VILLE.....	Économétrie.
COUTEAUX.....	T Biologie animale (P. C. B.).	WILLEMART.....	Chimie (P. C. B.).
MAY.....	T Biologie animale (P. C. B.).	DODÉ.....	Chimie.
		FREYMAN.....	Physique (S. P. C. N.).
		GUINOCHE.....	Biologie végétale (Orsay).
		ROLLET.....	Chimie (P. C. B.).
		M ^{lle} JOSIEN.....	Chimie (P. C. B.).
		CHEVALLEY.....	T Géométrie alg. et théor. des groupes.
		DESNUELLE.....	T Chimie biologique.

Secrétaire général..... Ch. MONIER.

TRAVAUX DE LA STATION BIOLOGIQUE DE ROSCOFF

LIV

LE GENRE *TIGRIOPUS* NORMAN (COPEPODES HARPACTICOIDES) ET SES FORMES EUROPÉENNES RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES

PAR

BRANKO BOŽIĆ

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS.....	167
INTRODUCTION.....	170
Chapitre I. — OBSERVATIONS GÉNÉRALES ET MÉTHODES DE RECHERCHES.....	173
Récolte du matériel.....	173
Élevage.....	174
Hybridation.....	177
Microscopie.....	179
Chapitre II. — REVUE SYSTÉMATIQUE ET ANALYSE DES CARACTÈRES TAXINOMIQUES.....	180
1. Le genre <i>Tigriopus</i> Norman 1868.....	180
2. Le problème de la nomenclature et de l'unité de l'espèce concernant les côtes européennes et limitrophes.....	180
3. Le problème de l'homogénéité intraspécifique.....	181
4. Morphologie externe des souches.....	182
A. Souches d'origine septentrionale.....	183
a) Souches de Roscoff.....	183
b) Souches septentrionales provenant d'autres régions.....	186
B. Souches d'origine méridionale.....	194
a) Forme de Villefranche.....	194
b) Les souches italiennes (Livourne, Sorrente, Capri).....	196
ARCH. DE ZOOL. EXP. ET GÉN. — T. 98. — FASC. 3.	12

c) La souche d'Alger.....	198
d) La souche de Madère.....	199
C. <i>Tigriopus minutus</i> n. sp.....	201
Chapitre III. — CONCLUSIONS SYSTÉMATIQUES.....	203
Chapitre IV. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DES AFFINITÉS SYSTÉMATIQUES ENTRE LES DIFFÉRENTES SOUCHES DE <i>Tigriopus</i>	212
1. Hybridation entre souches septentrionales et méridionales.....	214
2. Hybridation entre souches septentrionales.....	316
3. Hybridation entre souches de type méditerranéen.....	216
A. Souches d'Alger et de Villefranche (Tabl. 3, 4, 5, 6).....	217
B. Souches d'Alger et de Sorrente (Tabl. 7, 8, 9).....	218
C. Souches de Villefranche et de Livourne (Tabl. 10, 11).....	218
D. Souches de Villefranche et de Sorrente (Tabl. 12, 13, 14).....	219
E. Souches de Livourne et de Sorrente (Tabl. 15, 16, 17).....	219
F. Souches d'Alger et de Madère (Tabl. 18, 19).....	219
G. Souches de Madère et de Villefranche (Tabl. 20, 21, 22, 23, 24, 25).....	220
4. Conclusions concernant les expériences d'hybridation.....	221
Chapitre V. — VARIABILITÉ DES CARACTÈRES ET HÉTÉROGÉNÉITÉ DES POPULATIONS.....	226
1. Conditions écologiques générales.....	227
2. Mise en évidence de l'hétérogénéité au sein des populations d'une station.....	228
A. Comportement rhéotactique.....	229
B. Résistance au milieu hypotonique.....	230
C. Résistance à un inhibiteur du métabolisme.....	230
a) Expériences sur des souches élevées au laboratoire.....	230
b) Expériences sur des échantillons prélevés dans la nature.....	231
D. Variabilité micromorphologique.....	233
E. L'albinisme.....	235
3. Conclusions concernant l'hétérogénéité des populations et la variabilité.....	236
Chapitre VI. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	239
RÉSUMÉ.....	243
BIBLIOGRAPHIE.....	246
APPENDICE : TABLEAUX DES EXPÉRIENCES.....	251

AVANT-PROPOS

Avant d'exposer dans ce Mémoire les recherches que j'ai effectuées pendant mon séjour à la Station Biologique de Roscoff, je voudrais remercier tous ceux qui par leur bienveillance m'ont permis d'accomplir le travail projeté.

M. le Professeur TEISSIER, Directeur de la Station, a suivi avec intérêt mes efforts ; je l'en remercie ainsi que pour l'honneur qu'il m'a fait en acceptant de siéger dans mon jury de thèse.

M. le Professeur DRACH m'a accueilli avec humanité à un moment décisif pour mon orientation, en me dirigeant vers un domaine fécond. Je le prie de croire à ma plus vive reconnaissance.

J'ai été encouragé dans toutes mes investigations sur les Harpacticoides par M. le Professeur BOCQUET, qui ne m'a jamais ménagé conseils, critiques ou aide effective devant des situations délicates ; c'est grâce à son précieux soutien que j'ai pu surmonter mainte difficulté, aussi bien sur le plan moral que scientifique.

M. le Professeur PRENANT a aimablement accepté de présider le jury de ma thèse ; qu'il veuille trouver ici l'expression de mon respectueux dévouement.

En jugeant ces recherches, M. le Professeur LAMOTTE a formulé des critiques de première importance. Je le prie d'accepter mes remerciements les plus sincères.

Je remercie M. le Professeur FAGE, Membre de l'Institut, pour sa grande compréhension et l'intérêt avec lequel il a suivi mon travail.

M. le Professeur MONOD, Directeur de l'Institut français d'Afrique Noire, m'a obligé par son amabilité et son aide ; je l'en remercie cordialement.

Je ne saurais oublier ce que je dois à la Direction des relations culturelles ; en même temps, je tiens à exprimer à M. le Professeur FICHELLE, de l'Institut d'Études slaves, ma profonde gratitude pour son accueil et sa bienveillante sollicitude à mon égard.

Sans la collaboration de mes correspondants, qui ont accepté de m'envoyer des échantillons d'animaux de régions lointaines, j'aurais difficilement pu obtenir les résultats voulus. M. l'Abbé HOESTLAND, de la Faculté libre des Sciences de Lille, MM. DIEUZEIDE, VAILLANT et MANCIET de Castiglione, M. BRUCE de Port-Erin, M. BULL de Dove, M. TAMBS-LYCHE de Bergen, M. MAUL de Funchal, M. BATTAGLIA de Padoue m'ont rendu ce service important. M. et M^{me} SWEDMARK d'Uppsala, m'ont amicalement aidé de la même manière.

Dans la préparation du manuscrit, l'intervention compétente de M. DRAGESCO m'a été précieuse ; M^{me} LE GUEN et M^{lle} COEFF de la Station de Roscoff y ont également apporté leur gracieux et efficace concours ; je leur en sais gré.

Mon ami Émile ZUCKERKANDL a tout fait pour me rendre le séjour à Roscoff agréable.

Je dédie ce travail à la mémoire de mon père, à ma femme, à mon fils.

Février 1958.

INTRODUCTION

Le groupe des Copépodes dépasse de loin les autres petits Crustacés par la variété des types, le nombre d'espèces et la quantité d'individus et constitue certainement un élément des plus caractéristiques des faunes aussi bien planctoniques que benthiques des mers et des eaux douces. Au XVIII^e siècle, les naturalistes commencent à se pencher sur la vie et la constitution des « Monocles » en donnant les premières descriptions de quelques représentants du groupe des Cyclopoïdes et en les classant suivant des critères nécessairement encore sommaires. Des travaux faunistiques et morphologiques d'un grand nombre de chercheurs amenèrent petit à petit nos connaissances sur les Copépodes jusqu'à un degré suffisamment élevé pour que plusieurs zoologistes aient pu se lancer dans des esquisses de systèmes de classification. Si le système naturel demeure toujours un idéal ambitieux que l'on s'efforce d'atteindre par tous les moyens momentanément possibles, la détermination d'une forme déjà connue ou le classement d'une forme nouvelle ne présente pas, sauf dans des cas exceptionnels, de difficultés majeures. La limite de notre embarras atteint rarement le niveau du genre ; les espèces mêmes dans leur majorité sont bien délimitées ; mais c'est à l'intérieur des espèces, à ces échelons que les auteurs un peu anciens nommaient « variétés », « formes locales », « modifications », que les difficultés apparaissent, se confondant d'ailleurs avec le problème du critère servant de base à la définition de la catégorie systématique élémentaire même.

En parcourant les publications actuelles sur les différents groupes de Copépodes, on se rend compte du degré de précision élevé auquel est parvenue leur systématique. Des caractères que l'on aurait naguère considérés comme négligeables, servent souvent à séparer des espèces. Un travail précis et parfois assez long est nécessaire, afin de parvenir à des descriptions aussi exactes que possible où aucun détail ne serait omis. La méthode biométrique a pu être appliquée dans certains cas, lorsque la grande taille ou la forme particulière des espèces le permettait. LOWNDES, SLÁDEČEK et REHÁČKOVÁ, BALDI, KIEFER, KOZMINSKI, RZÓSKA, ont réalisé de telles recherches sur des Cyclopoïdes

d'eau douce, et BOCQUET puis BATTAGLIA sur des Harpacticoïdes marins (du genre *Porcellidium*). Mais le plus souvent, dans des recherches taxinomiques pures, l'emploi de telles méthodes ne s'impose pas et les rapports entre espèces ou formes voisines peuvent être décelés par un examen morphologique minutieux.

Les chercheurs s'intéressant aux Harpacticoïdes, groupe le plus nombreux parmi les Copépodes, possèdent aujourd'hui un précieux instrument de travail dans la grande monographie de LANG, parue en 1948. Succédant à l'œuvre classique de SARS (1911), cet ouvrage rassemble pratiquement tout ce qui a été fait jusqu'aux environs de 1940 sur ce groupe ; il porte l'empreinte d'un esprit de synthèse visant à réunir, sous des noms spécifiques uniques, les espèces ou « variétés » dont l'existence semble être insuffisamment justifiée. Cette tendance rend d'appréciables services au systématicien en éliminant d'encombrantes synonymies et en permettant de dresser des tableaux dichotomiques simples et clairs, même lorsqu'il s'agit de familles difficiles à aborder.

Cependant, une règle unique qui devrait nous guider dans le travail de classification ne saurait être adoptée et les limites de l'effort de synthèse ne peuvent être déterminées que par la nature du matériel vivant étudié. Tel groupe, à caractères très variables, demande une tendance « réunisseuse », tel autre, à morphologie stable, exige qu'on fasse attention même aux légères différences entre les caractères ; la signification d'un caractère est proportionnée à sa constance. Il m'a donc paru intéressant d'orienter mes recherches sur les rapports taxinomiques existant entre les formes très proches chez un représentant des Harpacticoïdes appartenant au genre *Tigriopus*. Par la stabilité et la netteté de leurs caractères, qu'ils partagent d'ailleurs avec tous les autres Copépodes libres, les Harpacticoïdes sont un excellent matériel pour des études taxinomiques. Toutefois, il aurait pu sembler, au premier abord, peu probable qu'une seule et très banale espèce puisse se révéler suffisamment intéressante du point de vue systématique pour faire l'objet de recherches approfondies, de nature monographique. De plus, l'existence de trois études sur le développement larvaire (FRASER, GUIGLIA, SHAW), de différentes observations concernant le comportement et l'écologie (ISSEL, BOHN, LEGENDRE, BLUM, HERDMANN), des études de TAKEDA sur les facteurs influençant la proportion des sexes, d'une description graphique très soignée dans

l'ouvrage de SARS, d'une mise au point d'ensemble dans la monographie de LANG où toutes les données concernant les *Tigriopus* ont été rassemblées et examinées d'une façon très critique, d'un mémoire de MISTAKIDIS sur les *Tigriopus* d'Écosse, venant ainsi compléter les observations de VAN DOUWE et de MONARD sur ceux de la Méditerranée, auraient pu faire penser que le sujet était à peu près épuisé.

Plusieurs considérations m'ont incité à persévérer dans cette voie. D'abord le fait même que les représentants de ce genre bordent les côtes de tous les continents d'une manière pratiquement continue et en populations généralement très denses, suggère l'idée que ces animaux pourraient être des témoins très utiles d'un processus évolutif ayant abouti, après isolement géologique et climatique de grands blocs continentaux, à la formation de plusieurs espèces à l'intérieur desquelles une différenciation en formes de plus ou moins proches aurait pu se produire. L'existence présumée de plusieurs « variétés » géographiques signalées par les trois auteurs cités, laissait subsister un doute sur la légitimité du groupement, sous un seul nom spécifique, des *Tigriopus* des côtes méditerranéennes et européennes en général, d'autant plus qu'un doute semblable au sujet d'une espèce extra-européenne, le *T. californicus*, ne semble pas être injustifié. Enfin, l'intérêt que présente une forme susceptible d'entrer dans la liste des « animaux de laboratoire » est en soi un argument parlant en faveur d'une étude taxinomique, destinée à préciser la nature du matériel vivant auquel on peut avoir à faire.

L'hybridation, méthode de recherche contenue en puissance déjà dans la définition de l'espèce telle qu'elle fut donnée par BUFFON, est le moyen précis auquel songe tout taxinomiste dans les cas difficiles. Permettant d'analyser le degré d'affinité biologique entre représentants de formes dont les rapports systématiques ne sont pas clairs, elle peut seule fixer le degré d'importance systématique des petits caractères morphologiques, presque toujours négligés dans des travaux antérieurs et qui échappent évidemment à l'attention des systématiciens « réunisseurs ». Employée d'abord dans des études concernant des Copépodes Cyclopoïdes d'eau douce, dont l'élevage est généralement facile, par LOWNDES, puis par WIERZBICKA, elle a pu être étendue aux Harpacticoïdes marins par BOCQUET dans des recherches de génétique.

La première publication de LOWNDES date de 1927, la dernière de

1932. Dans une série d'essais, cet auteur a pu donner des précisions sur quelques points incertains dans la systématique des *Cyclops*, en prenant comme critère définitif la survie des nauplius. Un autre travail du même genre concernant les rapports de parenté entre quelques autres espèces de *Cyclops* a été fait en 1934 par WIERZBICKA. Dans toutes ces recherches, il s'agissait d'établir les rapports systématiques entre formes qui cohabitent dans les mêmes eaux d'un territoire relativement restreint, le problème n'étant pas amplifié par des considérations d'ordre géographique. Les recherches sur les *Tigriopus* représentent donc le premier essai dans ce sens pour les Copépodes en général. Des études semblables, basées sur le contrôle des données morphologiques par la méthode biologique, sont des contributions qui concordent tout à fait avec l'esprit nouveau de la systématique, discipline biologique fondamentale, désignée par les termes de *biologique* (FAGE), *moderne* (HUXLEY) ou *évolutive* (BOCQUET).

Notre connaissance des conditions de vie de la majorité des espèces est encore trop limitée et permet rarement de surmonter les difficultés techniques que l'on rencontre dans leur élevage et dans l'obtention de leurs générations successives ; ainsi, la liste des espèces susceptibles de servir à de telles recherches se limite aux espèces appartenant aux genres *Tisbe* (Fam. Tisbidae) et *Tigriopus* (Fam. Harpacticidae). L'espèce *Mesochra lilljeborgii* Boeck (Fam. Canthocamptidae), dont je poursuis l'élevage depuis un an, doit y être jointe. Mais, bien que limitées en nombre, ces études nous aident à mieux comprendre le cas de beaucoup d'autres formes du même groupe et dont la systématique reste imprécise.

CHAPITRE PREMIER.

OBSERVATIONS GÉNÉRALES ET MÉTHODES DE RECHERCHE

Récolte du matériel.

C'est dans les cuvettes de la bande côtière que sont localisés les *Tigriopus* ; leur recherche ne présente aucune difficulté : les populations en sont habituellement très denses ; d'autre part la taille relative

vement élevée de ces Copépodes, à laquelle s'ajoute leur coloration fauve assez caractéristique, permet de déceler immédiatement leur présence. Il suffit de recueillir l'eau des cuvettes avec un bocal pour récolter des *Tigriopus* à volonté ; dans les cuvettes où se développe une végétation d'Entéromorphes, il suffit de « faucher » le tapis que forment ces algues et qui sert d'abri aux *Tigriopus* pour obtenir une bonne récolte. Cependant, ce mode de distribution n'existe que sur les côtes où les marées sont importantes, comme celles de l'Atlantique ou de la Manche. En Méditerranée, au contraire, la zone de répartition devient assez étroite et les cuvettes abritent des populations moins nombreuses, soit en raison du balayage fréquent par les vagues des flaques qui se trouvent presque au niveau de la mer, soit à cause de l'évaporation souvent très forte qui réduit le volume d'eau dans les cuvettes situées aux niveaux plus élevés. Malgré ces conditions assez défavorables, qui limitent la pullulation des Copépodes, la capture des *Tigriopus* ne présente guère plus de difficultés sur les côtes méditerranéennes que sur les rivages atlantiques.

Élevage.

Le terme d'eurybionte, créé par LEGENDRE, résume parfaitement bien l'ensemble des propriétés physiologiques de ces animaux qui montrent une étonnante capacité d'adaptation au milieu, résistant aux variations même très brusques de la salinité, de la température et du pH. Grâce à cette physiologie particulière, l'élevage du *Tigriopus* qui se fait dans des conditions habituelles au laboratoire, ne représente pas, en principe, un problème. D'autre part, un cycle reproductif durant, en moyenne, une quinzaine de jours, une reproduction permanente, un nombre de mues déterminé, un nombre d'œufs élevé, favorisent l'expérimentation et les observations.

Pourtant, les premiers élevages ne m'avaient pas donné entière satisfaction. L'entretien de ces élevages était basé sur l'emploi de cultures en milieu synthétique d'un microorganisme désigné sous le nom de *Nitzschia closterium* (Diatomées)¹ comme source alimentaire. Plusieurs signes d'une carence dans la nutrition des animaux permettaient

1. D'après les recherches de HENDEY, il s'agirait en réalité de cultures de *Phaeodactylum tricornutum* (probablement appartenant aux Chrysophycées) et qui auraient supplanté les *Nitzschia* dans les cultures de Plymouth.

de considérer cette source comme incomplète. L'absence presque totale du pigment fauve qui confère, dans leur milieu naturel, aux *Tigriopus* leur coloration caractéristique, était déjà un signe évident de cette insuffisance qui était certainement responsable du mauvais aspect général des individus, dont le nombre était presque toujours assez réduit. De plus, des invasions bactériennes, fréquentes lorsque la température dépassait 20°, détruisaient souvent des élevages entiers.

Ces inconvénients et ces accidents étaient un grand obstacle dans la réalisation d'expériences devant englober un grand nombre d'animaux et se poursuivre pendant des mois. Il était donc important de pouvoir réussir à élever les animaux de manière à ce qu'ils puissent bénéficier aussi bien d'une alimentation complète que d'un équilibre biologique durable entre tous les éléments constituant ces petits biotopes artificiels.

J'ai été favorisé par quelques constatations fortuites faites au laboratoire, complétées par des observations relatives aux conditions alimentaires régnant dans les cuvettes à *Tigriopus*, tout spécialement dans les flaques supérieures ; ces observations m'ont permis de mettre au point une méthode d'élevage beaucoup plus simple que celle qui avait été employée auparavant, mais qui devait se révéler beaucoup plus efficace.

En faisant pourrir un petit morceau de viande rouge ou de foie dans un bocal non couvert, rempli aux trois-quarts d'eau de mer filtrée et constamment exposé à la lumière directe devant une fenêtre, on voit apparaître, après quelques semaines de développement bactérien intense, une coloration verdâtre qui devient de jour en jour plus foncée. Un examen microscopique sommaire montre qu'il s'agit d'une culture mixte de Protistes où dominant des Chlorelles, mais où l'on trouve aussi des Flagellés verts, des Ciliés, des Amibes, etc... Contenus dans l'eau, traversant le papier filtre, ces Protistes commencent à pulluler après la phase de putréfaction qui libère les éléments nécessaires à leur développement. Pour garder temporairement des animaux destinés à une expérience, il suffit de leur donner, tous les deux ou trois jours, quelques centimètres cubes de cette culture. Mais lorsqu'il s'agit d'élevages durables dans lesquels on peut être amené à puiser du matériel à volonté, il est nécessaire de les poursuivre directement dans une culture à Chlorelles. Dans ce cas, on ajoute à l'eau qui contiendra le futur élevage, au moins un quart de son volume de culture

à Chlorelles, avec un très petit morceau de viande ; ensuite, on y place les femelles ovigères, mères de la future population.

Cette méthode d'élevage des *Tigriopus*, toute simple et empirique qu'elle soit, permet de reproduire avec un minimum de fidélité les conditions naturelles auxquelles sont accoutumés les animaux des cuvettes du niveau supérieur. Loin d'épuiser l'élément nutritif, comme c'est le cas des élevages dits rationnels, les animaux contribuent à son entretien. Une couche composée principalement de déjections, analogue à la couche sapropélique des fonds des cuvettes, couvre le fond des cristallisoirs, où une activité bactérienne complexe libère les substances indispensables au développement de la microflore nourricière ; ainsi, animaux et végétaux se trouvent en équilibre dans un ensemble pratiquement permanent, pouvant durer des années sans que l'on ait à y ajouter quoi que ce soit. Parfois l'équilibre ne s'établit pas — à cause, par exemple, d'un éclairage insuffisant ou d'une quantité initiale trop faible de milieu à Chlorelles — et l'élevage périclité ; un morceau de viande et un peu de ce milieu permettent de redresser son évolution dans le sens favorable.

L'aspect des élevages ainsi obtenus qui se composent d'animaux vigoureux et ne présentant aucune différence de coloration ou de comportement avec des individus vivant dans la nature et qui peuvent être contenus par milliers, même dans de petits cristallisoirs, suffit pour justifier l'emploi de cette méthode.

L'entretien des cultures à Chlorelles n'exige pas des précautions spéciales. Le facteur le plus important est la lumière qui doit être abondante. D'autre part, les Chlorelles et les autres Protophytes verts épuisent au bout d'un certain temps le milieu et commencent à dépérir ; on s'en rend compte lorsqu'on constate une diminution de l'intensité de la coloration de la culture. A ce moment, il n'y a qu'à ajouter un petit morceau de viande pour que la culture reprenne rapidement. Il est utile d'en garder une petite quantité dans un réfrigérateur, à une température au-dessous de zéro, où la viande se conserve en se desséchant. Les manipulations nécessaires à la préparation et à l'entretien de ces cultures sont donc extrêmement simples, ce qui n'est pas le cas lorsqu'il s'agit de cultures pures.

Les élevages ont été faits dans des cristallisoirs de diverses tailles, allant de 7 cm jusqu'à 16 cm de diamètre. L'alimentation basée sur le milieu à Chlorelles permet d'obtenir de beaux élevages, même dans

les plus petits cristallisoirs, contenant moins de 100 cc d'eau ; l'économie de place qui en résulte est très appréciable lorsqu'on poursuit des expériences avec un nombre élevé de récipients, et les observations en sont également facilitées. Les cristallisoirs doivent être recouverts d'une plaque de verre afin de réduire l'évaporation et d'empêcher la poussière de pénétrer.

Hybridation.

Avant de procéder à des essais systématiques d'hybridation, il était nécessaire d'avoir une connaissance exacte de la biologie sexuelle des *Tigriopus*.

Les mâles adultes s'accrochent très tôt, dès les premiers stades, aux copépodites femelles. D'après les observations de SHAW, l'accouplement n'aurait lieu qu'après la fin du développement larvaire et LANG signale n'avoir jamais trouvé des spermatozoïdes dans le réceptacle séminal de ces copépodites. Aussi bien par l'observation que par quelques expériences, j'ai pu me convaincre de l'exactitude de ces données. A chaque mue, au moment où l'exuvie se détache de la partie antérieure du copépodite, le mâle s'accroche de nouveau au copépodite en serrant le bord postérieur du céphalosome avec ses antennules ; à aucun moment le copépodite n'est lâché. Je n'ai jamais pu observer des tentatives de fécondation de la part du mâle avant la dernière mue ni trouver de copépodites femelles libres, portant des spermatophores.

Une expérience consistant à séparer des couples et à élever les copépodites femelles du dernier stade isolés, a montré qu'il n'y avait jamais de fécondation, car les œufs de ces femelles restaient opaques après le rejet du sac ovigère sans aucune trace de développement. D'autre part, en plaçant ces femelles dans un cristallisoir contenant des mâles, on ne peut constater aucun cas de fécondation et les œufs pondus ne changent pas d'aspect. Il est vrai que l'on trouve fréquemment des mâles « in copula » avec des femelles ovigères ou même avec d'autres mâles dans des élevages en mauvais état, mais ce comportement aberrant ne conduit pas jusqu'à l'accolement des spermatophores.

L'accouplement peut être facilement observé. Peu de temps (5 à 10 minutes) après la fin de la dernière mue, le mâle commence à se

déplacer à reculons, sans jamais lâcher, pour atteindre l'extrémité de l'abdomen de la femelle où il s'accroche solidement en serrant, avec ses antennules, la base des soies furcales. En pivotant ensuite autour de ce point d'attache, il parvient à coller, abdomen contre abdomen, les deux spermatophores aux deux pores de fécondation. Cet acte final de l'appariement est extrêmement fugace et ne dure que quelques secondes ; ensuite le mâle reprend la femelle en s'accrochant au céphalosome pour la quitter définitivement après une vingtaine de minutes au maximum. Il est probable que les stimulus qui déclenchent les réflexes du mâle continuent d'agir tant que le tégument de la femelle n'a pas acquis la rigidité définitive, en provoquant ainsi une attitude sans but.

L'identité de ce comportement, que l'on constate à chaque observation de l'accouplement, montre clairement que la fécondation n'est possible qu'à un seul et très court moment de la vie de la femelle.

D'après mes observations, il est possible de prévoir la mue et la fécondation qui la suit, ce qui facilite l'étude du comportement sexuel. Quelques heures avant le début de l'exuviation du copépodite, on constate un mouvement rythmique continu des P 1, consistant d'abord en battements espacés, qui vont en s'intensifiant au fur et à mesure que la mue approche. En choisissant donc un couple où le copépodite est dans le dernier stade et chez lequel ce signe précurseur de la mue est visible, il est facile d'assister à brève échéance à la mue et à la fécondation.

Ces constatations ont largement contribué à la simplification de la technique des hybridations, ainsi qu'à l'interprétation de certains résultats. D'autre part, j'ai utilisé une propriété physiologique très caractéristique des *Tigriopus* que ISSEL signala dès 1912 et qui est connue sous le nom d'*anabiose osmotique*.

Lorsqu'une évaporation prolongée de l'eau au niveau supérieur fait augmenter la salinité jusqu'au point où des cristaux de sel commencent à se former sur les bords des cuvettes, les *Tigriopus* tombent en état de mort apparente. Ce phénomène est comparable à une anesthésie et peut être facilement reproduit au laboratoire. Il m'a paru profitable de l'appliquer dans le travail courant comme moyen facile pour séparer les couples et utiliser ensuite mâles et copépodites à volonté. La séparation des couples s'opère le plus souvent spontanément au moment où on laisse tomber le couple dans la solution hyper-

tonique, avant même que l'état d'anabiose se soit établi ; sinon on les sépare, sous la loupe binoculaire, avec deux aiguilles à dissection. Ce procédé permet d'utiliser des couples vigoureux et des copépodites d'un stade avancé, réduisant ainsi les pertes et simplifiant les manipulations. Le croisement effectué, les nouveaux couples ou les femelles ovigères seules sont mis en élevage, de préférence dans de petits cristallisoirs de 7 cm qui permettent de suivre le cours de l'expérience plus commodément.

Il va de soi que le seul moyen d'éviter les erreurs de manipulation ou d'interprétation est la répétition des mêmes expériences avec un nombre de femelles aussi grand que possible, à différentes époques de l'année, surtout lorsqu'on ne dispose pas d'installations qui garantiraient la constance des conditions extérieures.

Microscopie.

L'observation microscopique n'exige pas de techniques particulières, même si l'on doit examiner des détails morphologiques très fins. Les animaux sont triés et conservés dans un mélange composé de quatre parties d'alcool à 70° et d'une partie de glycérine. La dissection est faite dans l'eau glycinée, ainsi que le montage des préparations microscopiques qui se conservent assez longtemps. Il est parfois utile de remplacer l'eau glycinée par de l'acide lactique pur, notamment dans les cas où des observations délicates doivent être faites. Les mesures portant sur la taille des animaux présentent de grandes difficultés en raison du télescopage des segments du corps ; d'une manière générale, la possibilité de faire des mesures biométriques sur les Harpacticoïdes est, à quelques exceptions près, très limitée. Mais c'est surtout à la suite d'observations nombreuses que l'on parvient facilement à repérer, dans un lot d'animaux triés, ceux dont la forme est restée par hasard inchangée et qui sont seuls mesurables.

CHAPITRE II.

REVUE SYSTÉMATIQUE ET ANALYSE
DES CARACTÈRES TAXINOMIQUES1. — Le genre *Tigriopus* Norman 1868.

Des caractères morphologiques très nets distinguent le genre *Tigriopus* du genre *Harpacticus* qui lui est très proche et qui, avant la création d'un genre à part par NORMAN, englobait ses espèces. La diagnose différentielle du genre *Tigriopus* par rapport au genre *Harpacticus* est la suivante :

- a) exopodite de A 2 triarticulé ;
- b) exopodite de la P 3 du mâle non modifié ;
- c) article moyen de l'endopodite de la P 2 du mâle avec deux prolongements spiniformes.

Dans sa monographie, LANG ne reconnaît que deux espèces faisant partie de ce genre : *T. brevicornis* (O. F. Müller, 1776) et *T. californicus* Baker 1912, la première espèce vivant sur les côtes européennes et africaines, la seconde sur celles du continent américain. Décrite à une époque relativement récente, l'espèce *T. japonicus* Mori devrait être jointe aux précédentes, ainsi qu'une espèce nouvelle qui sera présentée plus loin. A la lumière des recherches actuelles, la liste des espèces du genre *Tigriopus*, qui reste toujours ouverte, devra être élargie.

2. — Le problème de la nomenclature et de l'unité de l'espèce
concernant les côtes européennes et limitrophes.

Les représentants du genre *Tigriopus* localisés sur les côtes de l'Europe, sur les rivages européens et africains de la Méditerranée et sur ceux des archipels faisant partie de cette aire géographique ont été désignés sous plusieurs dénominations dont trois subsistent dans la littérature systématique actuelle : *T. brevicornis* (O. F. Müller, 1776), *T. lilljeborgi* Norman 1868 et *T. fulvus* (Fischer 1860).

Les données les plus anciennes sont, d'après LANG, celles de MÜLLER

qui, dès 1776, désigna, sous le nom de *Cyclops brevicornis*, un Copépode qu'il repéra dans les cuvettes de la zone intercotidale sur la côte danoise. D'après les indications de cet auteur, il ne peut y avoir de doute sur l'appartenance de ce Copépode au genre *Tigriopus*, malgré l'absence d'une description morphologique précise.

La deuxième dénomination spécifique fut introduite dans la littérature systématique par NORMAN en hommage à LILLJEBORG qui, le premier, donna une description assez satisfaisante d'un *Tigriopus*. En effet, dans son travail de 1853 sur les Crustacés de la Scanie, LILLJEBORG donne une assez bonne description d'un *Tigriopus*, tout en se trompant dans la classification de l'animal étudié qu'il désigne sous le nom d'*Harpacticus chelifer*. J'indiquerai que le dessin d'un détail important qu'est la structure de l'exopodite de A 2 est trop mal exécuté pour pouvoir être utilisé.

Dans un travail faunistique de 1860 concernant des Copépodes Harpacticoides de Madère, FISCHER propose le nom de *fulvus*. Ce terme qui indique le caractère à première vue le plus frappant de ces animaux, a été adopté par SARS dans sa monographie des Crustacés de Norvège. Dans mes premières notes, je l'avais employé à l'exclusion de tout autre.

Le problème de priorité quant au nom spécifique qui doit être retenu dans la nomenclature des *Tigriopus* ne présente en soi qu'une importance formelle ; cependant, la pluralité des termes employés par les auteurs successifs rend particulièrement difficile l'utilisation des données fournies par les anciens carcinologistes. Les descriptions dont nous disposons ne sont ni suffisamment nombreuses ni, sauf dans un cas, suffisamment détaillées pour pouvoir servir à des comparaisons exactes entre spécimens venant de contrées diverses et dont l'identité taxinomique peut, *a priori*, sembler douteuse.

3. — Le problème de l'homogénéité intraspécifique.

L'unité de l'espèce mise en question, on était en droit de se demander si l'espèce dans le genre *Tigriopus* était homogène, pratiquement identique dans son aire de répartition, ou si au contraire il était nécessaire d'y distinguer des différenciations intraspécifiques.

Trois travaux ont apporté en effet des arguments qui devaient stimuler l'investigation dans ce sens. En 1913, VAN DOUWE décrivait

sommairement une forme récoltée sur la côte istrienne et qu'il désigna sous le nom de « variété *adriatica* » ; MONARD, en 1936, signale que les *Tigriopus* de la région d'Alger présentent des différences par rapport à la forme décrite par SARS, et il en fait une « variété *algerica* ». Enfin, un peu plus tard, en 1938, MISTAKIDIS en Angleterre donne une description très poussée des *Tigriopus* d'Écosse et d'autres régions côtières des îles britanniques ; il les compare avec la description de SARS et conclut qu'il y a des raisons pour que la forme anglaise soit considérée comme une variété distincte de la forme norvégienne ; il appelle cette variété « *northumbriensis* ». Les deux indications concernant les *Tigriopus* méditerranéens de VAN DOUWE et de MONARD, sont insuffisantes pour autoriser une comparaison utile entre représentants de cette région et ceux des régions septentrionales ; toutefois, LANG estime que si elles étaient réelles, la forme méditerranéenne devrait être considérée comme une sous-espèce.

4. — Morphologie externe des souches.

La description du *Tigriopus* de l'ouvrage classique de SARS (*T. fulvus*, pl. XXXI, XXXII) se trouve résumée dans LANG (*T. brevicornis*) avec celles des autres auteurs (t. I, p. 340). Avant de procéder à une analyse détaillée de tous les échantillons que j'ai pu me procurer, je la reproduirai ici textuellement afin qu'elle puisse servir dans toutes les comparaisons :

« ♀ : opercule lisse. Furca sans (espèce principale) ou avec (var. *adriatica*) une rangée de spinules du côté dorsal. Exp. A 2 nettement 4-articulé. Les deux rames de P 1 nettement 3-articulées. Article moyen de l'endopodite P 4 portant des poils du côté interne. Exop. P 5 avec 5 soies, le basiendopodite atteignant au moins l'extrémité de l'exopodite, à peu près aussi long que large (espèce principale) ou ne l'atteignant pas et plus large que long (var. *adriatica* et var. *algerica*) ».

« ♂ : Exopodite P 5 avec 4 soies, sans spinules à la surface chez l'espèce principale (et la var. *algerica* ?) avec spinules chez la var. *adriatica*. Le prolongement externe de l'article moyen de l'endopodite P 2 atteint chez l'espèce principale seulement l'extrémité de l'article terminal, chez la var. *algerica* il dépasse cette extrémité ».

« ♀ : 0,7-1,2 mm, ♂ : à peu près les mêmes tailles. Coloration du jaune au rouge ».

A. — SOUCHES D'ORIGINE SEPTENTRIONALE.

Je désigne par le terme « septentrional » toutes les souches qui correspondent à la description graphique du *Tigriopus* des côtes norvégiennes dans l'ouvrage de Sars et à laquelle se sont référés tous les auteurs cités pour leurs comparaisons. Comme on le verra par la suite, les échantillons provenant des côtes ouest de l'Europe appartiennent au même type.

Il a été nécessaire de refaire l'étude de la morphologie externe de toutes les souches, y compris la souche de Norvège qui, en principe, ne devrait pas s'écarter de la description qu'en donne Sars ; des caractères qui avaient pu échapper aux anciens taxinomistes ne devaient en effet pas être négligés. Il était naturel de commencer par l'étude de la morphologie externe d'échantillons représentant les populations de la région de Roscoff où ces recherches ont été effectuées, et d'en faire le type de référence.

a) *Souche de Roscoff.*

Femelle.

Antennule (A 1) : Article apical portant huit soies.

Antenne (A 2) : Allobasipodite portant un exopodite triarticulé, garni de cinq soies spinulées ; grande soie plumeuse du côté interne. Entre la base de l'article et l'insertion de l'exopodite, deux rangées de fines épines, disposées en peigne semi-circulaire (fig. 1 a).

Mandibule (Md) : Basi-coxopodite garni de deux soies plumeuses, exopodite biarticulé portant six soies glabres, endopodite uniarticulé portant trois soies latéro-submédianes, dont deux sont plumeuses, et six soies apicales glabres (fig. 5 a).

Maxillule (Mxl) : Precoxa masticatrice montrant une trace d'articulation entre la partie basale et l'arthrite. Deux épines pectinées garnissent la partie basale, cinq soies falciformes et quatre soies ordinaires sont portées par l'arthrite. Rudiment coxal avec quatre soies apicales dont une seule est plumeuse, rudiment basal portant six soies apicales, rudiment de l'endopodite avec trois soies apicales, rudiment de l'exopodite avec quatre longues soies, dont la première est plumeuse (fig. 6 d).

Maxille (Mx) : Precoxa et coxa complètement coalescentes, por-



FIG. 1. — Antenne (A 2) des femelles de *Tigriopus brevicornis* (a), *T. fulvus* (b) et *T. minutus*, n. sp. (c).

tant cinq lobes sétigères ; basipodite en crochet, accompagné d'une soie pectinée et d'une mince soie glabre.

Maxillipède (Mxp) : Coxo-basipodite portant une soie plumeuse et un peigne de spinules ; article proximal garni de deux franges de fins poils, d'une soie plumeuse interne et de fines denticulations à son bord interne ; article terminal en crochet, accompagné de deux courtes soies basales (fig. 6 a).

Première patte natatoire (P 1) : Coxopodite orné d'une rangée marginale d'épines du côté externe ; basipodite portant une rangée d'épines souples du côté interne et deux soies basales spinulées ; rebord externe de l'article proximal des deux rames garni d'une rangée d'épines assez courtes ; rebord interne de l'endopodite garni d'épines plus longues (fig. 7).

Deuxième patte natatoire (P 2) : Exopodite dépassant légèrement en longueur l'endopodite ; soie basale externe spinulée.

Troisième patte natatoire (P 3) : Exopodite dépassant en longueur l'endopodite d'une façon plus marquée que dans la P 2 ; soie basale externe glabre.

Quatrième patte natatoire (P 4) : Exopodite près de deux fois plus long que l'endopodite ; soie interne de l'article moyen de l'endopodite remplacée par une rangée de spinules ; soie basale externe glabre.

Cinquième patte (P 5) : Basiendopodite assez allongé, portant cinq soies spinulées ; exopodite portant cinq soies, la soie interne seule étant glabre ; spinules du rebord externe de l'exopodite disposées en deux groupes ; la soie apicale du basiendopodite dépasse en longueur toutes les autres (fig. 10).

Furca : Branche furcale un peu plus longue que large ; soies dorsales surmontées chacune d'une rangée de courtes spinules, la soie interne est articulée ; deux rangées transversales de très fines spinules ornent les branches furcales du côté interne (fig. 15 a).

Mâle.

Antenne : Allobasipodite dépourvu de la grande soie plumeuse interne.

Maxillipède : Présente un dimorphisme sexuel léger, se manifestant par l'absence de la frange proximale de fins poils et de la soie plumeuse interne de l'article proximal (fig. 6 b).

Deuxième patte natatoire : Dimorphisme sexuel très marqué de la rame interne (fig. 9 a).

Cinquième patte : Exopodite portant quatre soies plumeuses ; deux petits groupes de spinules, homologues de ceux qui se trouvent au même article chez la femelle garnissent son rebord externe (fig. 18 a).

Sixième patte : Représentée par trois soies de longueur inégale, l'interne étant la plus longue et toujours spinulée (fig. 18 a).

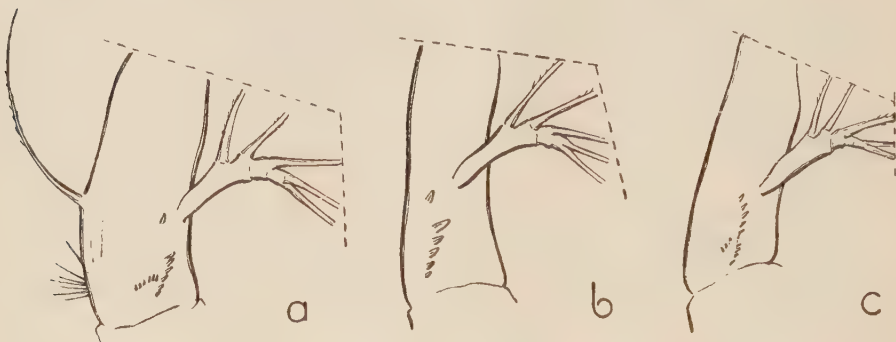


FIG. 2. — Allobasipodite de l'antenne (A 2) de *Tigriopus fulvus*. Souches de Madère (a ♀, b ♂) et de Villefranche (c ♂).

b) — *Souches septentrionales provenant d'autres régions.*

En dehors de la souche de Roscoff, les souches provenant des points suivants ont été examinées : Norvège (Espegrend), Suède (Lysekil), Grande-Bretagne (Port-Erin à l'Isle of Man, Dove en Northumberland), Espagne (Vigo). La dispersion géographique des points d'origine des souches permet de les considérer comme suffisamment représentatives de l'aire qui englobe les côtes Nord et Ouest de l'Europe.

L'étude détaillée de toutes ces souches a montré une remarquable concordance des caractères spécifiques. Quelques différences d'ordre purement quantitatif doivent probablement exister, surtout entre des souches très éloignées. Certains microcaractères ne se réalisent, peut-être, que dans des conditions écologiques optimales, certains autres peuvent varier au sein d'une même population sans être toutefois assez marqués pour pouvoir servir à des distinctions systématiques.

Les exemplaires de Suède ont généralement une tendance à une coloration plus intense et sont souvent plus robustes. Chez les exemplaires d'Espagne, la courte frange de fines spinules que l'on trouve au milieu du basipodite des pattes natatoires est un peu plus pro-

noncée que chez les autres souches septentrionales. Les caractères très variables qui ne se rencontrent pas d'une façon régulière et qui peuvent varier même d'un individu à l'autre, se trouvent sur les appendices suivants : la mandibule, dont la soie basale de l'exopodite et la 3^e soie basale de l'endopodite normalement plumeuses, sont parfois glabres ; l'antenne (A 2) dont l'allobasopodite porte un peigne de spinules à densité variable ; la P 6 de la femelle, avec une soie moyenne plumeuse ou glabre.

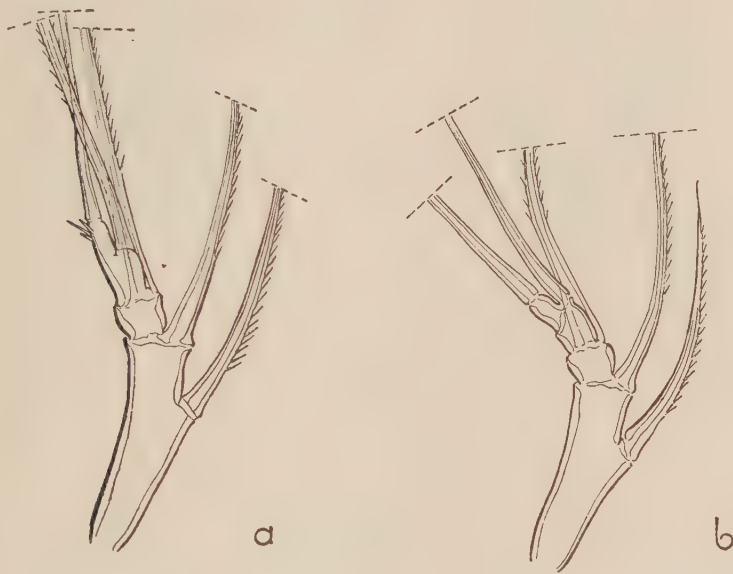


FIG. 3. — Exopodite de l'antenne (A 2) de *Tigriopus brevicornis* (a) normal à 3 articles (Dove) — (b) exceptionnel à 4 articles (Port-Erin).

C'est à propos de l'identité de toutes ces souches septentrionales que j'ai dû élucider une question qui est de première importance pour la compréhension de la taxinomie des *Tigriopus* européens. Il s'agit de la « variété *northumbriensis* » proposée par MISTAKIDIS. D'après cet auteur, les petites différences qu'il a relevées entre ses échantillons et les *Tigriopus* de Norvège, après comparaison avec les dessins de SARS, autoriseraient une distinction taxinomique intraspécifique. Toutefois, l'auteur reconnaît la nécessité d'une confirmation de ses observations par une étude comparative sur des échantillons norvégiens.

Je résumerai les principales différences qui sépareraient, d'après

MISTAKIDIS, ces deux formes présumées, en groupant les caractères en quatre catégories :

1) *articulation de la soie dorsale de la furca.*

- forme norvégienne : non articulée
- forme anglaise : articulée



FIG. 4. — Exopodite de l'antenne (A 2) de *Tigriopus fulvus* (souche d'Alger) (a) et *T. minutus*, n. sp. (de Gorée) (b).

2) *absence de pilosité ou de spinules.*

- forme norvégienne : rostre, exopodite A 2, côté interne et partie distale des grandes soies furcales, points d'insertion des soies dorsales de la furca, soie du 2^e article du Mxp, partie distale des soies internes de l'endopodite des pattes natatoires, quelques soies de A 1 du mâle, soie de l'endopodite de la P 2 et 3 soies de la P 6 du mâle.
- forme anglaise : l'une des cinq premières soies de l'exopodite de la P 5 ♀.

3) *absence de soies ou réduction de leur nombre.*

- forme norvégienne : article distal de A 1, exopodite de A 2, lobe masticateur et palpe de Md, Mx.
- forme anglaise : Mx et P 1.

4) *nombre différent d'articles.*

- forme norvégienne : exopodite de A 2 composé de 4 articles.
- forme anglaise : même appendice composé de 3 articles.

Je n'ai pu retrouver aucune des différences exposées ci-dessus. Tous les échantillons de toutes les souches se sont montrés absolument conformes à la description de ceux de la région de Dove dans le travail de MISTAKIDIS. Les remarques suivantes qui indiquent en premier lieu les difficultés d'observations que l'on rencontre dans ces recherches, étayent la conclusion énoncée :

A 1 : l'article terminal porterait, dans la forme norvégienne, six soies, dans la forme anglaise seulement cinq soies. Tous les échantillons que j'ai examinés, possédaient huit soies, et les erreurs d'observation proviennent de l'enroulement des soies « en mèche » dans les préparations.

A 2 : les brosses basales de l'allobasipodite sont présentes dans tous les échantillons, y compris ceux de Norvège (fig. 1) ; aucune trace du même ornement dans les dessins de SARS.

P 3-P 4 : la soie basale de P 4 est représentée par SARS comme plumeuse, fait non relevé par l'auteur anglais ; or, elle est toujours glabre dans les deux dernières paires de pattes natatoires.

P 6 ♂ : la soie moyenne est tantôt plumeuse, tantôt glabre ; son ornementation n'est donc pas utilisable comme caractère différentiel.

Furca : les deux rangées parallèles de très fines spinules qui se trouvent près du rebord interne de chaque branche furcale sont également indiquées dans le dessin de SARS, quoique d'une façon à peine perceptible et ne peuvent constituer une différence. Quant aux rangées de spinules qui surmontent les soies dorsales, on ne peut conclure à leur existence ou inexistence d'après SARS, étant donné que son dessin représente seulement la face ventrale de l'extrémité de l'abdomen.

Exopodite A 2 : le nombre d'articles d'un appendice est de loin le caractère le plus important dans un groupe à morphologie stable et exige un examen particulièrement attentif.

Au début de ces recherches, j'avais moi-même pris l'exopodite de A 2 des échantillons septentrionaux pour quadriarticulé, comme le représente SARS. Ce n'est que par l'emploi du plus fort grossissement et en orientant cet appendice dans la préparation de telle manière que les insertions des soies apparaissent latéralement, que j'ai pu constater une structure nettement triarticulée dans toutes les souches.

Le dernier article est constitué de deux parties de largeur inégale. La partie mince, terminale, porte la soie apicale ainsi que plusieurs spinules disposées en demi-cercle et qui, à faible grossissement, donnent



FIG. 5. — Mandibule (Md) de *Tigriopus brevicornis* (a), *T. minutus*, n. sp. (b) et *T. fulvus* (c, d) (ensemble de l'appendice et base de l'exopodite).

l'impression d'une seule spinule ou d'une courte soie ; la partie large, proximale, porte l'avant-dernière soie. La base de cette soie atteint au moins la moitié de la circonférence de l'article à ce niveau et de

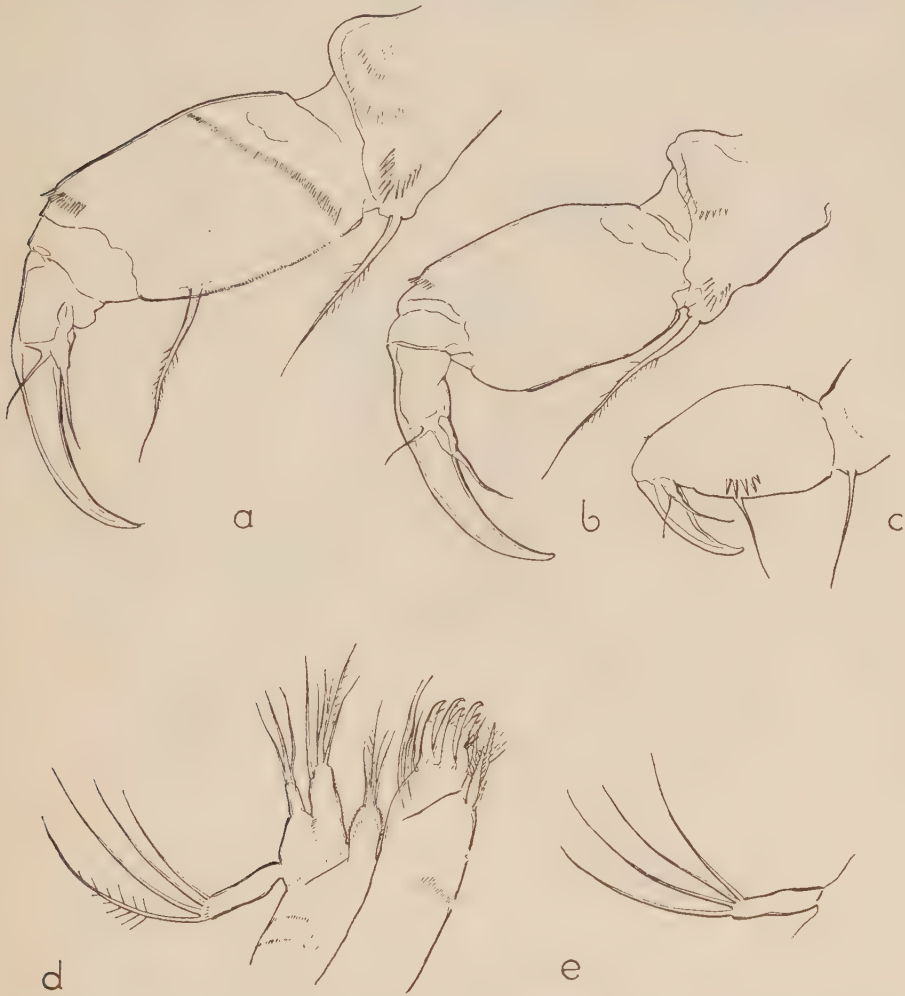


FIG. 6. — *a, b, c*, Maxillipède (Mxp) de *Tigriopus brevicornis* ♀, *T. brevicornis* ♂ et *T. minutus*, n. sp. ♂
— *d, e* : Maxillule (Mxl) du mâle de *T. brevicornis* et *T. fulvus* (de Villefranche) (le dernier dessin représente seulement la partie correspondant à l'exopodite).

ce fait, dans une préparation où l'insertion se trouve de face, l'illusion d'une articulation est totale.

De toute évidence, ce dernier caractère qui aurait suffi, à lui seul, à légitimer une éventuelle distinction intraspécifique, chez les *Tigrio-*

pus septentrionaux, ne peut être retenu lui non plus. Le mérite de MISTAKIDIS est d'avoir donné la première description où les plus fins caractères, qui du temps de SARS étaient négligés, sont enregistrés ; mais une confrontation entre données qui ne comportent pas le même



FIG. 7. — Première patte (P 1) de *Tigriopus brevicornis*.

degré de précision ne saurait être faite sans risque de conclusions erronées.

Toutefois, si certains détails ont pu échapper à SARS, il est difficile d'admettre qu'il se soit trompé dans l'observation de l'exopodite de A 2 qui est un caractère important ¹ et qui est de plus dessiné d'une

1. LANG signale une erreur de SARS concernant la disposition des soies sur le même appendice chez *Zaus spinatus*.

façon ne laissant aucun doute possible. Certaines de mes observations permettent d'envisager une autre interprétation.

Chez un individu mâle de Port-Erin, qui devrait donc par excellence appartenir à cette « variété à 3 articles », j'ai trouvé que l'exo-



FIG. 8. — Première patte (P 1) de *Tigriopus fulvus* (a) et *T. minutus*, n. sp. (b).

podite était constitué de quatre articles normaux et bien distincts (fig. 3). Il s'agit là d'une exception à la règle et on ne peut pas exclure la possibilité que Sars soit tombé sur un cas semblable¹. Dans le chapitre v, je proposerai une explication de cette irrégularité qui semble être en contradiction avec la constance des caractères morphologiques chez les Harpacticoides.

1. Il ne m'a pas été possible de vérifier cette supposition sur le matériel original de Sars, l'unique échantillon du musée d'Oslo n'ayant pu m'être envoyé. Mes observations n'ont pu porter que sur la souche de Norvège élevée au laboratoire.

B. — SOUCHES D'ORIGINE MÉRIDIONALE.

Six souches méridionales, originaires des littoraux de Villefranche, ligure (Livourne), thyrrénien (Sorrente, Capri), algérois (Alger) et de l'Île de Madère, ont été étudiées de la même manière que les précédentes. Le *Tigriopus* de Villefranche, premier représentant de souche méditerranéenne que j'aie pu me procurer, a été arbitrairement choisi comme type de référence dans les comparaisons entre souches. La désignation de chaque échantillon par le terme neutre de « forme », qui n'implique qu'une indication du point d'origine, sera justifiée dans les conclusions finales.

a) *Forme de Villefranche.*

Femelle.

Antennule (A 1) : Article terminal portant huit soies.

Antenne (A 2) : Premier article de l'allobasipodite garni, du côté interne, d'une soie plumeuse et d'une touffe de poils ; du côté externe, garni de deux peignes de spinules, le peigne proximal étant seul semi-circulaire ; exopodite triarticulé portant cinq soies plumeuses et dépourvu de spinules apicales (fig. 1 b).

Mandibule (Md) : Basicoxopodite portant deux soies dont l'une est robuste, spiniforme et très fortement plumeuse, l'autre mince et glabre ; exopodite biarticulé, garni de six soies glabres, la soie proximale étant renflée à la base ; endopodite uniarticulé, portant neuf soies glabres (fig. 5 c, d).

Maxillule (Mxl) : Exopodite garni de quatre soies glabres (fig. 6 e).

Première patte natatoire (P 1) : Basipodite orné d'une frange assez dense de poils du côté interne et d'une brosse de spinules sur le milieu : article proximal de l'exopodite garni d'une rangée de minces poils ; article proximal de l'endopodite garni de spinules minces du côté externe, de poils du côté interne (fig. 8 a).

Cinquième patte : Basiendopodite plus large que long, portant cinq soies spinulées ; soie apicale à peu près deux fois plus longue que l'article ; exopodite portant cinq soies spinulées, soie apicale un peu plus courte que celle du basiendopodite, ou égale ; deux rangées superposées de poils fins ornent la surface de l'article, en partant du rebord externe vers le milieu (fig. 12 a).

Furca : Branche furcale à peu près aussi large que longue ; soies dorsales surmontées chacune d'une rangée de fortes spinules ; soie interne articulée (fig. 15 b).

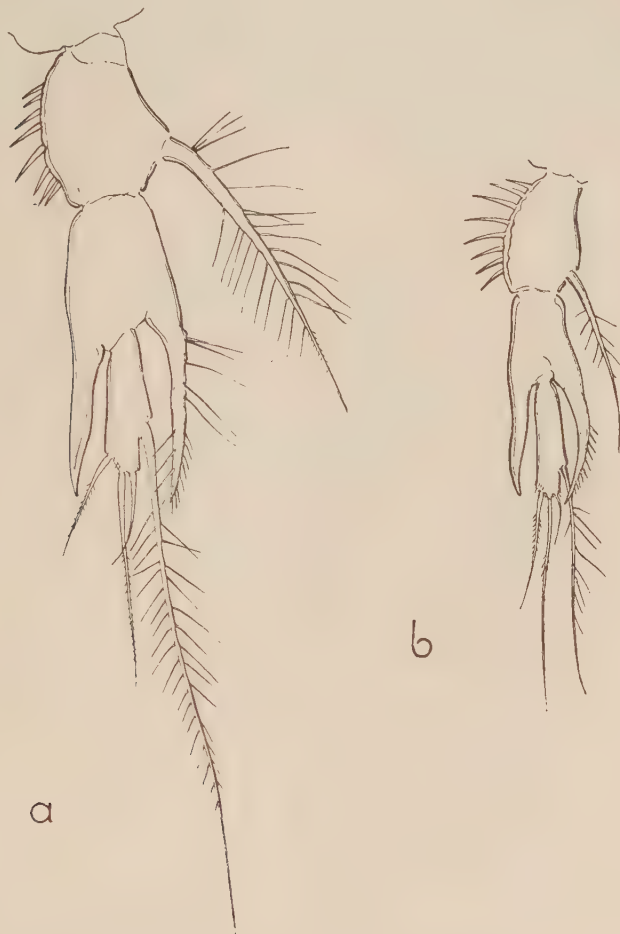


FIG. 9. — Endopodite de la deuxième patte natatoire (P 2) du mâle de *Tigriopus brevicornis* (a) et *T. minutus*, n. sp. (b).

Mâle.

Antenne : Allobasipodite dépourvu de soie et de touffe de poils (fig. 2 c).

Cinquième patte : Deux rangées de spinules sur la surface ventrale de l'article.

b) *Les souches italiennes* (Livourne, Sorrente, Capri).

La morphologie des exemplaires de la côte occidentale de l'Italie ne présente évidemment aucune différence qualitative avec celle de la forme de Villefranche, géographiquement toute proche. Seule l'observation attentive des caractères de la P 5 de la femelle a pu m'indiquer que de petites distinctions quantitatives doivent exister entre

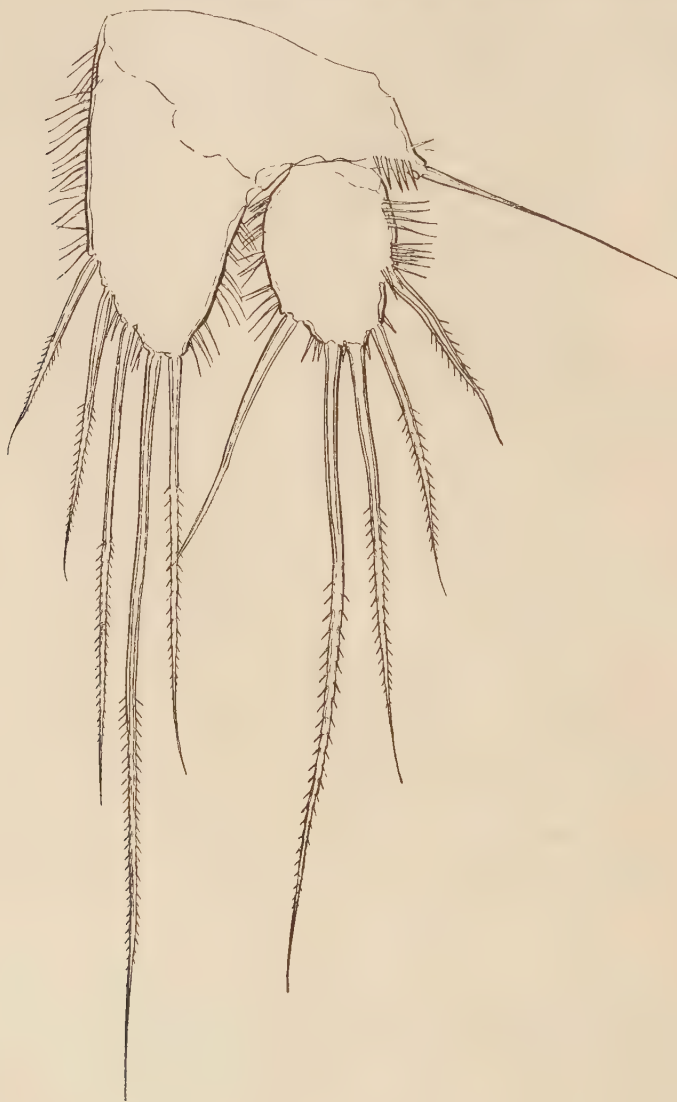


FIG. 10. — Cinquième patte (P 5) de *Tigriopus brevicornis* ♀.

les souches, concernant la longueur relative des soies qui garnissent l'apex des deux articles de cet appendice (fig. 12 b).

Cette observation a été soumise à une vérification par des mensurations de ces deux soies sur des exemplaires de Sorrente et de Livourne de souches élevées au laboratoire.

Afin d'obtenir un matériel suffisamment homogène, des femelles ovigères des deux souches ont été placées en élevage dans des conditions aussi semblables que possible. Quelques mois plus tard, 100 femelles

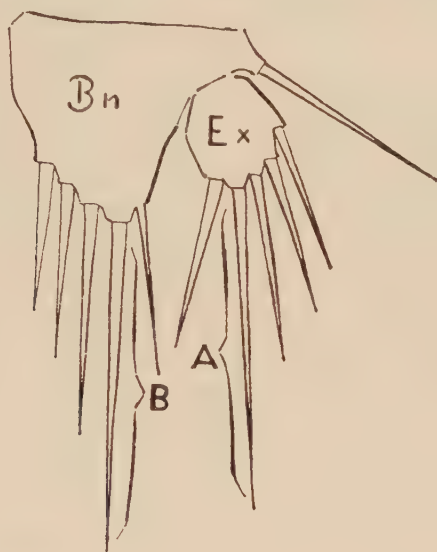


FIG. 11. — Dessin schématique d'une P 5 ♀ — Bn : basiendopodite — Ex. : exopodite —
A, B : soies apicales.

ovigères, de chaque souche, ont été tuées et conservées dans le même mélange alcool-glycérine. Sur des préparations de leurs P 5, les mensurations ont été faites à l'aide de la chambre claire.

Dans le dessin schématique de la fig. 11, j'ai désigné par A et B les soies apicales de l'exopodite et du basiendopodite. Ces soies sont suffisamment rigides pour garder, le plus souvent, dans les préparations leur forme naturelle, ainsi leur longueur peut être facilement marquée par un trait sur le papier qui reçoit l'image projetée par la chambre claire ; les préparations où les soies étaient très incurvées n'étaient pas utilisées. La longueur de chacune des deux soies était ensuite mesurée en millimètres.

L'observation préliminaire a été confirmée par les résultats de calcul statistique auquel ont été soumises les données biométriques portant sur 50 individus (100 pattes) de chaque souche. Les moyennes des rapports $\frac{A}{B}$ étaient, respectivement pour les individus de Livourne et de Sorrente, de $1,073 \pm 0,054$ et de $1,183 \pm 0,073$; statistiquement comparées, ces moyennes ont donné une différence largement supérieure au double de son erreur standard. Il s'agit donc de deux souches nettement distinctes.

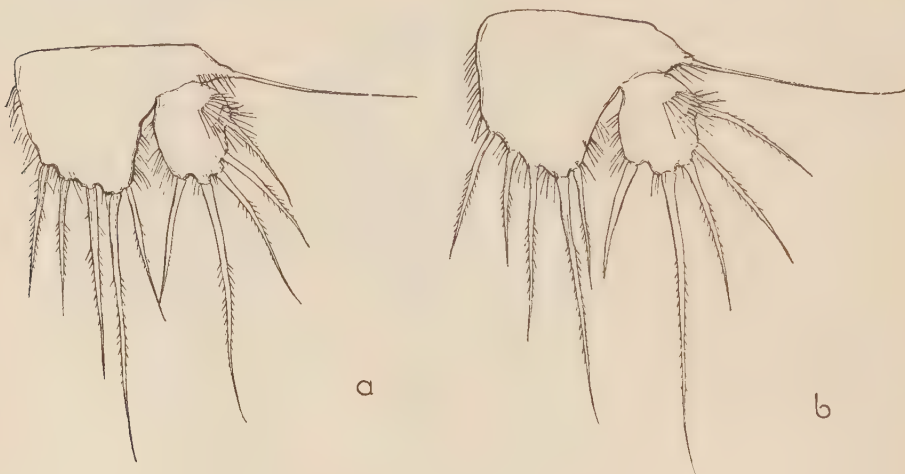


FIG. 12. — Cinquième patte (P 5) de *Tigriopus fulvus* ♀; souches de Villefranche (a) et de Sorrente (b).

La souche de Capri est morphologiquement identique à celle de Sorrente.

c) *La souche d'Alger.*

Le caractère différentiel le plus important, permettant de distinguer les *Tigriopus* d'Alger de ceux de Villefranche, est la longueur des soies A et B de la P 5 de la femelle; le rapport $\frac{A}{B}$ dépasse régulièrement 1,4, chiffre qui n'est qu'exceptionnellement atteint par les *Tigriopus* de Sorrente, intermédiaires entre les deux souches (fig. 13 b). L'ornementation de la furca est aussi un peu moins prononcée (fig. 16 b). La différence entre *Tigriopus* d'Alger et de Villefranche est donc très nette.

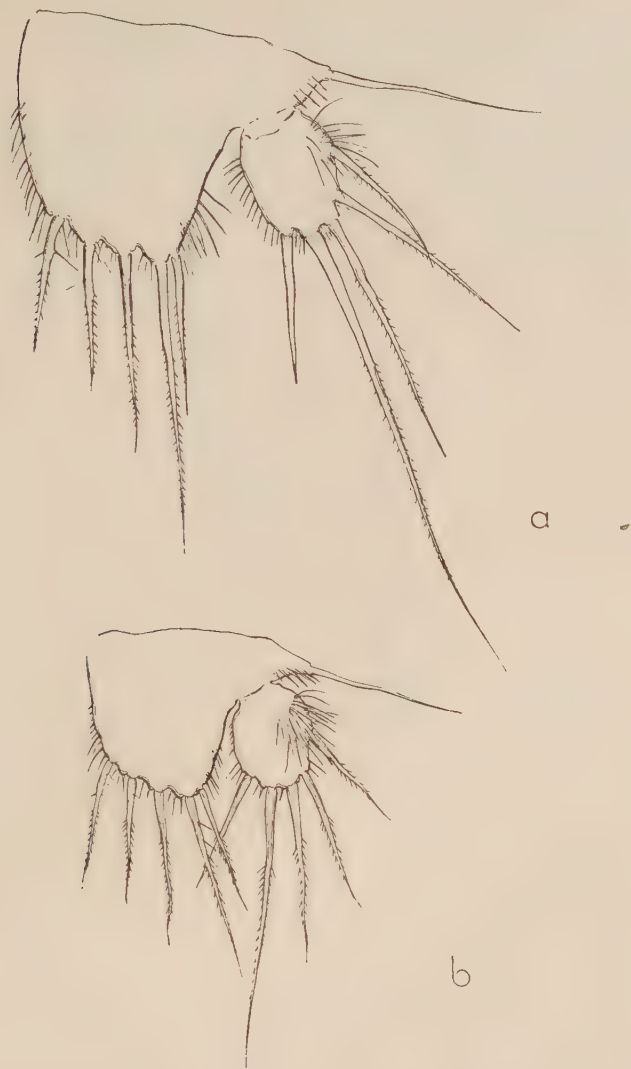


FIG. 13. — Cinquième patte (P 5) de *Tigriopus fulvus* ♀ : souches de Madère (a) et d'Alger (b).

d) *La souche de Madère.*

Les exemplaires de Madère présentent tous les caractères qui permettent leur classement dans le type méditerranéen et se rattachent à la forme d'Alger (fig. 13 a). Le rapport entre les longueurs des soies A et B de la P 5 de la femelle est de l'ordre de 1,6, ce qui révèle une accentuation de la tendance que l'on constate à partir des souches italiennes. Les poils qui forment les brosses de l'exopodite de la P 5 ♀

dans les souches méditerranéennes, sont ténus et moins nettement alignés. L'ornementation de la furca est encore moins marquée que dans la souche d'Alger (fig. 16 a, 17 b).

Si nous résumons les données que nous fournit la comparaison morphologique des différentes souches méditerranéennes entre elles et avec la forme septentrionale, nous voyons apparaître trois conclusions importantes :



FIG. 14. — Cinquième patte (P 5) de *Tigriopus minutus*, n. sp. ♀.

1) Les souches d'origine méditerranéenne se distinguent du type septentrional par un ensemble de microcaractères qui se rencontrent d'une façon constante chez tous ses représentants.

2) Le type méditerranéen présente une plus grande diversité que le type septentrional, ce que prouve la différenciation de plusieurs formes locales.

3) La comparaison de souches provenant de latitudes de plus en plus méridionales conduit à l'hypothèse que les différentes souches méditerranéennes de *Tigriopus* constituent un cline.

Les souches de Villefranche et de Livourne, qui sont situées à des latitudes très voisines, sont en ce qui concerne leurs caractères quali-

tatifs pratiquement indiscernables. Les différences entre les souches de Villefranche et Livourne et la souche de Sorrente sont déjà sensibles : elles sont encore plus marquées avec la souche algéroise. On voit donc que progressivement les écarts morphologiques quantitatifs s'accroissent notablement et d'une manière régulière à mesure que l'on considère des populations de *Tigriopus* de plus en plus proches de l'Équateur. Nous verrons dans le chapitre III que cette notion de cline, pour les populations méditerranéennes, se retrouve dans l'étude biologique des rapports systématiques entre les différentes souches.

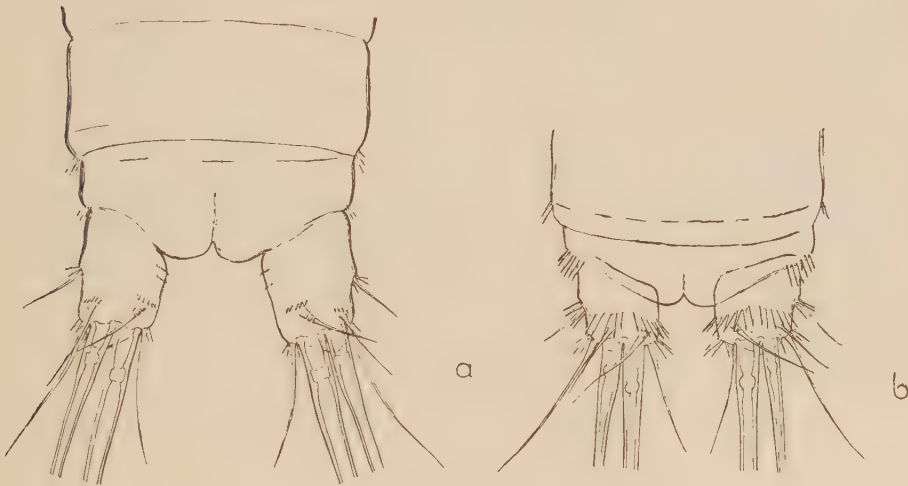


FIG. 15. — Furca de la femelle de *Tigriopus brevicornis* (a) et de la forme de Villefranche de *T. fulvus* (b) ; côté ventral.

C. — *TIGRIOPUS MINUTUS*, n. sp.

Dans un échantillon qui contenait plusieurs représentants du groupe des Harpacticoides, récolté dans des cuvettes dans la région de Gorée (Sénégal), j'ai trouvé des *Tigriopus* qui doivent être considérés comme appartenant à une espèce distincte.

La description de cette espèce sortirait tout à fait du programme de mon étude, si le besoin de comparaisons, impérieux dans un genre pauvre en espèces, ne m'y avait obligé. Placée dans la suite des descriptions taxinomiques précédentes, elle met pleinement en relief le degré d'importance que peuvent avoir les petits caractères dans la taxinomie des *Tigriopus*. Géographiquement voisine des *Tigriopus* médi-

terranéens, elle complète logiquement la revue de ces formes et indique une des directions dans lesquelles le genre *Tigriopus* a pu évoluer.

1) *Appartenance générique.*

Cette espèce se classe, sans qu'il y ait hésitation, dans le genre *Tigriopus* par l'existence de tous les caractères qui distinguent ce genre par rapport au genre *Harpacticus* et qui ont été indiqués au début de ce chapitre.

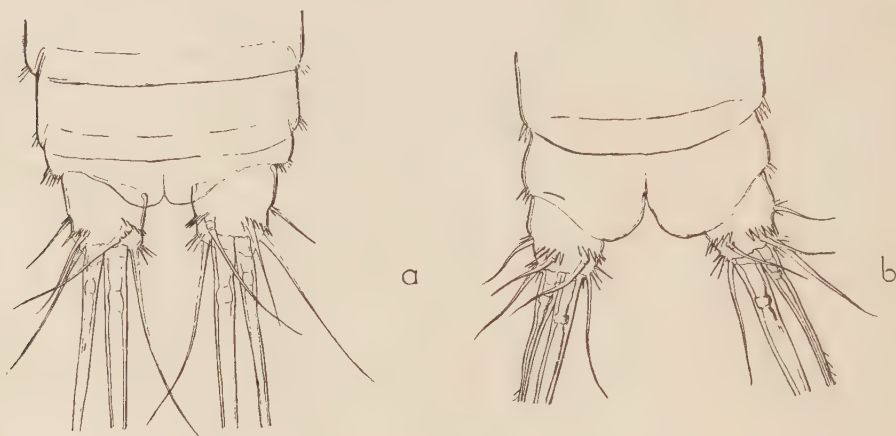


FIG. 16. — Furca de la femelle de *Tigriopus fulvus* : Formes de Madère (a) et d'Algier (b).

2) *Description spécifique.*

Femelle.

Taille : environ 0,50 mm.

Antennule : Neuf articles, article terminal portant huit soies.

Antenne : Allobasipodite portant une soie plumeuse, dépourvu de toute autre ornementation ; exopodite garni de cinq soies, la soie apicale étant courte et glabre, les autres d'aspect habituel (fig. 1 c, 7 b).

Mandibule : Basicoxopodite garni de deux soies ; exopodite biarticulé garni de six soies, articulation peu marquée ; endopodite portant deux soies médianes et six soies apicales ; toutes les soies sont glabres (fig. 5 b).

Maxillipède : Endopodite orné d'un peigne de cinq spinules, surmontant la soie médiane (fig. 6 c).

Première patte natatoire (P 1) : Coxopodite garni, du côté externe, d'une rangée de fortes épines ; basipodite portant, du côté interne,

une rangée de spinules souples et assez courtes ; épine externe forte et spinulée, épine interne mince et légèrement plumeuse (fig. 8 b).

P 2-P 4 : Soie interne du premier article de l'exopodite relativement très mince (notamment à la P 4, fig. 19).

Cinquième patte : Basicoxopodite assez large, portant quatre soies spinulées ; exopodite dépourvu de toute ornementation (fig. 14).

Furca : Branches furcales à peine plus longues que larges ; ornementation très réduite (fig. 17 c).

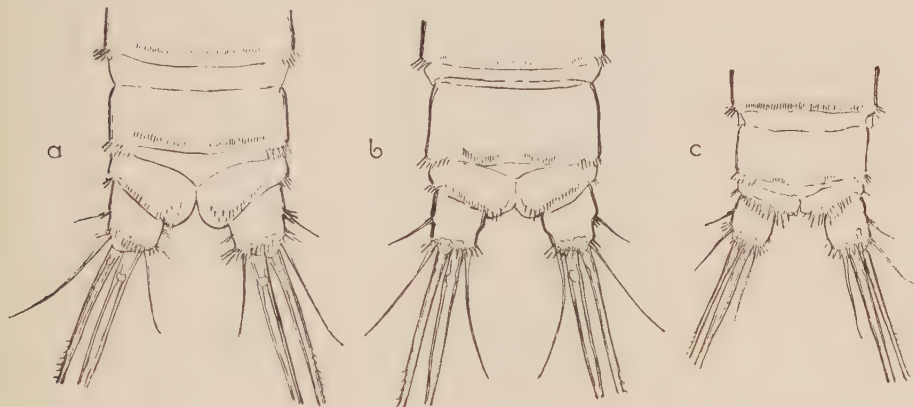


FIG. 17. — Côté dorsal de la furca du mâle de *Tigriopus fulvus* : Formes de Villefranche (a) et de Madère (b) et de *T. minutus*, n. sp. (c).

Mâle.

Deuxième patte : Article proximal de l'endopodite garni d'une rangée de fortes épines ; article distal relativement assez allongé ne dépassant pas les prolongements spiniformes de l'article moyen (fig. 9 b).

Cinquième patte : Exopodite portant quatre soies spinulées (fig. 18 b).

CHAPITRE III.

CONCLUSIONS SYSTÉMATIQUES

Une confrontation entre les caractères qui définissent les *Tigriopus* du nord de l'Europe d'une part avec ceux qui délimitent un type méridional, permet maintenant d'établir une classification plus pré-

cise des *Tigriopus* qui habitent les régions correspondantes, dans les limites des critères purement morphologiques.

Pour les motifs de priorité exposés précédemment, je nommerai la « forme » ou le « type » septentrional *Tigriopus brevicornis* O. F. Müller, en écartant le terme synonyme de *lilljeborgi* Norman. D'autre part, le type méditerranéen est suffisamment distinct du précédent pour

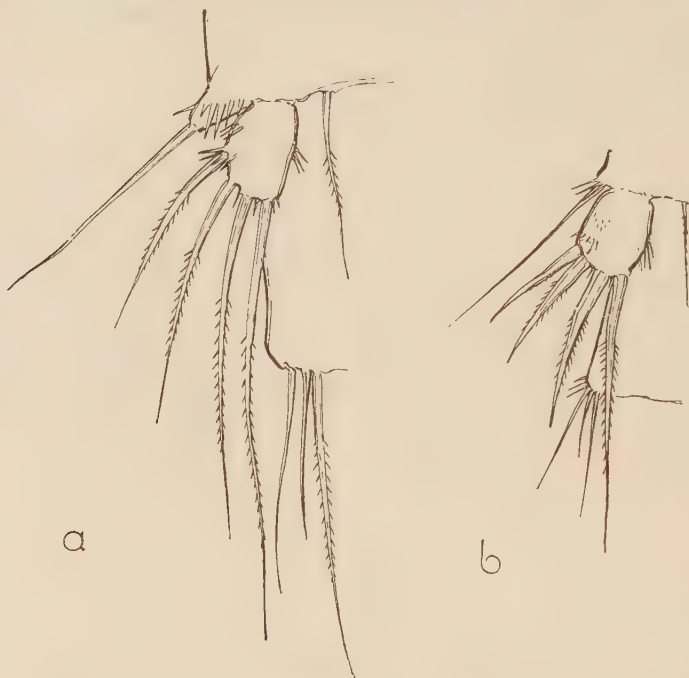


FIG. 18. — Cinquième patte et rudiment de la sixième du mâle de *Tigriopus brevicornis* (a) et *T. minutus*, n. sp. (b).

mériter un nom spécifique particulier : je propose le nom de *Tigriopus fulvus* Fischer qui a été à l'origine employé pour une des formes de type méditerranéen. Une justification complémentaire de cette séparation, qui repose jusqu'ici sur la permanence des caractères morphologiques, entre souches méditerranéennes et septentrionales sera donnée dans la partie expérimentale du présent travail.

Dans une note préliminaire où j'ai confirmé l'existence de différences entre les *Tigriopus* méridionaux et septentrionaux, je proposais de garder, pour désigner les *Tigriopus* méditerranéens, l'adjectif *adriatica* de VAN DOUWE et ces *Tigriopus* seraient devenus *T. adria-*

ticus. N'ayant pas eu la possibilité, à cette époque, d'examiner d'autres échantillons du même type en dehors de ceux de Villefranche, j'avais considéré la forme de Villefranche comme identique à celle d'Istrie, ou du moins très proche. Mais plusieurs arguments m'ont conduit à écarter le terme proposé par VAN DOUWE : en premier lieu, la présence



FIG. 19. — Quatrième patte (P 4) de *Tigriopus minutus*, n. sp.

des mêmes caractères dans toutes les souches méditerranéennes, en second lieu, la priorité du nom spécifique donné par FISCHER. L'insuffisance de la description de VAN DOUWE rendait également difficile la généralisation de ce terme.

Les données de cet auteur concernent la P 5 de la femelle et du mâle et la furca. Les caractères différentiels entre cette forme et celle de SARS seraient les suivants :

Forme typique	var. <i>adriatica</i>
<i>Branche furcale</i> : dorsalement une seule soie, complètement glabre est articulée.	dorsalement, à côté de la soie articulée, une longue et forte soie ; au-dessus d'elles, une courte rangée d'épines de taille inégale. V. DOUWE, (fig. 1).
<i>P 5 du mâle (article terminal)</i> : pas d'épines sur la surface extérieure.	une rangée d'épines sur la surface extérieure. V. DOUWE, (fig. 2).
<i>P 5 de la femelle</i> : article terminal plus long que large.	article basal aplati, plus large que long ; article terminal arrondi, ovoïdal. V. DOUWE, (fig. 3).

Pour le premier caractère, la comparaison n'est pas possible, car le dessin correspondant de Sars ne représente que la face ventrale de la furca. D'après mes constatations, le nombre de soies dorsales est le même dans toutes les formes du genre, comme chez les exemplaires d'Istrie. Par contre, l'observation concernant les rangées de spinules sur le même appendice se trouve être exacte.

Les remarques qui concernent les deuxième et troisième caractères sont également exactes et valables pour toutes les souches méditerranéennes ; mais il semble étrange qu'une particularité fasse défaut dans le cas de la *P 5* de la femelle dans la forme adriatique, alors qu'elle caractérise toutes les autres souches du *T. fulvus*. Il est donc permis de penser que les deux broses existent également dans les exemplaires istriens, mais qu'elles ont pu échapper à l'observation de l'auteur¹. Le terme *adriatica* serait réservé à une souche d'origine adriatique.

Pour la forme algérienne, MONARD, en 1935, avait proposé la création d'une « variété *algerica* », ici encore définie par rapport à la forme typique de Sars. Les particularités morphologiques suivantes seraient caractéristiques pour la forme d'Alger :

« Femelle : elle diffère par la cinquième patte dont le lobe interne est remarquablement plus large que dans le type et moins avancé puisqu'il n'atteint pas le niveau du distal.

« Mâle : l'endopodite de la deuxième patte est le plus étroit et plus allongé, les deux pointes du deuxième article dépassent toujours l'apex du distal ».

1. Il m'a été jusqu'à présent impossible de vérifier ce point sur des exemplaires adriatiques.

Cette définition ne peut servir comme critère de séparation entre la forme africaine et une autre forme, quelle qu'elle soit. En effet, le premier caractère est commun à toutes les souches méditerranéennes. et les données de VAN DOUWE en font déjà état ; le second caractère n'est pas différentiel du tout et se rencontre chez tous les *Tigriopus* connus.

En prenant comme type la forme de Villefranche, on voit qu'une distinction doit bien être faite entre les deux formes, mais qu'elle doit reposer sur d'autres caractères.

Le premier, qui concerne la longueur relative des soies apicales de la P 5 de la femelle, est le plus important, car il dénote une tendance qui commence à peine à se manifester au niveau de Villefranche et de Livourne, pour être renforcée plus au sud, à Sorrente, et très nettement marquée au niveau Alger-Madère.

Il est maintenant possible de donner une place déterminée à chacune des espèces qui constituent le genre *Tigriopus* suivant les caractères fondamentaux qui ont été dégagés dans les diagnoses différentielles spécifiques (tab. 1 et 2, pp. 208 et 209). D'après les données des différents auteurs et celles qui ont été exposées précédemment, il convient de distinguer, à l'heure actuelle, les espèces suivantes :

		avec 5 soies dans les deux sexes.....	<i>T. californicus</i> (<i>T. japonicus</i>)
exop. P 5	{	avec 5 soies chez la ♀	{ sans ornementation
		» 4 » » le ♂	{ sur A 2 et P 5..... <i>T. brevicornis</i>
			{ .
			{ avec ornementation
		sur A 2 et P 5.....	<i>T. fulvus</i>
		avec 4 soies dans les deux sexes.....	<i>T. minutus</i>

Pour les premières espèces, *californicus* et *japonicus*, qui n'ont pas fait l'objet de recherches micromorphologiques similaires et qui ne sont ici que mentionnées, je formulerai seulement l'opinion que les études taxinomiques méthodiques pourraient apporter une vue plus nuancée sur leur microsystematique, surtout en ce qui concerne le *T. californicus*. Quant au *T. japonicus*, les dessins reproduits dans le travail de TAKEDA, seul ouvrage que j'aie pu me procurer sur l'espèce, ne montrent pas des différences appréciables avec le *californicus* ; c'est pour cette raison que je l'ai placé entre parenthèses.

Tableau 1. — DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE DES ESPÈCES
Tigriopus brevicornis ET *Tigriopus fulvus*.

	<i>Tigriopus brevicornis</i>	<i>Tigriopus fulvus</i>
Femelle		
A 2	— Deux rangées semi-circulaires de fines épines à la base de l'allobasipodite.	— Deux rangées de fines spinules à la base de l'allobasipodite, une seule étant semi-circulaire. — Touffe de poils au même niveau.
Md	— Basicoxopodite avec 2 soies plumeuses. — Endopodite avec 9 soies dont 2 plumeuses. — Soie proximale de l'exopodite normale.	— Basicoxopodite avec 2 soies, une seule étant plumeuse. — Endopodite avec 9 soies glabres. — Soie proximale de l'exopodite renflée à la base.
Mx1	— Rudiment de l'exopodite portant 4 soies dont la première est plumeuse.	— Rudiment de l'exopodite portant 4 soies glabres.
P 1	— Ornementation constituée par des franges d'épines et de spinules assez raides.	— Ornementation constituée par des franges de spinules et de poils souples.
P 5	— Basiendopodite assez allongé. — Exopodite ne portant pas de spinules ou poils à la surface.	— Basiendopodite plus large. — Exopodite portant deux rangées de poils à la surface.
Fu	— Branche furcale assez allongée. — Ornementation constituée par des spinules relativement faibles.	— Branche furcale plus courte. — Ornementation constituée par des spinules plus robustes.
Mâle		
P 5	— Exopodite portant des spinules seulement sur son rebord externe.	— Exopodite portant deux courtes rangées de spinules à la surface.

Tableau 2. — DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE DES ESPÈCES
Tigriopus brevicornis ET *Tigriopus minutus*, n. sp.

	<i>Tigriopus brevicornis</i>	<i>Tigriopus minutus</i>
Femelle	— Allobasipodite orné à sa base.	— Allobasipodite sans ornementation à la base.
A 2	— Exopodite portant 5 soies plumeuses.	— Exopodite portant 4 soies plumeuses et 1 soie courte et glabre.
Md	— Basicoxopodite avec 2 soies plumeuses. — Endopodite portant 9 soies dont 2 soies plumeuses.	— Basicoxopodite avec 2 soies glabres. — Endopodite portant 9 soies glabres.
Mxp	— Endopodite dépourvu de peignes de spinules.	— Endopodite orné d'un peigne de cinq fortes spinules.
P 1	— Éléments de l'ornementation assez raides et bien développés.	— Éléments de l'ornementation assez réduits.
P 2-P 4	— Soie interne du 1 ^{er} article bien développée.	— Soie interne du 1 ^{er} article très mince.
P 5	— Basiendopodite portant 5 soies.	— Basiendopodite portant 4 soies.
Fu	— Branche furcale assez allongée, à ornementation relativement importante.	— Branche furcale plus courte, à ornementation très réduite.
Mâle	— Endopodite orné d'une rangée d'épines relativement courtes.	— Endopodite orné d'une rangée de fortes et longues épines.
P 2		

En choisissant certains des caractères les plus saillants, il est possible de constater des corrélations entre certains d'entre eux, ainsi que des dispositions en gradient, dont l'allure peut être différente. Dans la première catégorie figurent la taille des animaux et le nombre des soies de la P 5, dans la deuxième, l'ornementation fine et les rapports de longueur des soies apicales de la P 5 chez la femelle.

Pour le *T. californicus*, les auteurs donnent comme longueur de 1,2 à 1,4 mm. Pour les *Tigriopus* de Norvège, Sars indique 1,2 mm conformément à ce que l'on trouve à Roscoff. Dans le cas des *fulvus*, d'après mes observations faites sur les souches d'élevage, la taille varie autour de 1 mm. Les *minutus*, enfin, dépassent à peine 0,5 mm (fig. 20). La diminution du nombre des soies va dans le même sens. En restant dans les limites des formes européennes et africaines, les espèces *brevicornis-fulvus-minutus* constituent, pour les caractères taille-nombre des soies, une série décroissante, disposée dans le sens Nord-Sud. Par contre, les caractères qui servent principalement à la distinction entre les deux espèces européennes, sont distribués d'une façon plus compliquée. L'ornementation fine de la A 2 et de la P 5 ♀, réduite chez le *brevicornis*, est plus développée chez les *fulvus*¹ et complètement absente chez le *minutus*. Pour ces caractères, il ne semble donc pas qu'il y ait un gradient continu, mais une sorte de double gradient, où les formes comportant des réductions occupent des latitudes extrêmes autour de la région méditerranéenne qui, elle, représente une zone optimale pour le maintien des petits caractères. La forme de Madère, quoique océanique, par son appartenance à l'espèce *fulvus*, vient appuyer cette conception². En même temps, au sein de l'espèce *fulvus* même, un gradient à sens unique, affectant la proportion des soies apicales de la P 5 chez la femelle, se superpose aux autres.

L'espèce *minutus* est, par tous ses caractères, celle qui a subi le plus de réductions. Deux appendices doivent être placés au premier plan : l'exopodite de la A 2 et la P 5 de la femelle. Le premier est caractérisé par une forte réduction, tout à fait exceptionnelle, de la première soie apicale ; le second porte, exceptionnellement aussi, quatre soies à sa rame interne, tandis que sa rame externe est dépourvue de brosses

1. D'après DEMEUSY et VEILLET, les *Carcinus maenas* méditerranéens et atlantiques appartiennent à deux populations différentes ; la forme méditerranéenne est caractérisée par une plus grande richesse dans l'ornementation.

2. L'affinité de cette forme avec celle de la côte nord-africaine confirme, en particulier, les observations de PAULIAN DE FELICE sur les rapports entre les faunes de l'île de Madère et de la côte méditerranéenne africaine, concernant les Isopodes Oniscoides.

et porte une soie apicale plus courte que la soie homologue de l'article interne. La taille de cette espèce, par rapport à laquelle tout autre *Tigriopus* apparaît comme un représentant d'une espèce géante, ne peut être négligée, même si ce caractère présente des variations.

D'autres caractères présentent des différences qui peuvent être constatées par simple observation, sans que l'on ait besoin de recourir à des mensurations : la longueur relativement plus grande de l'article

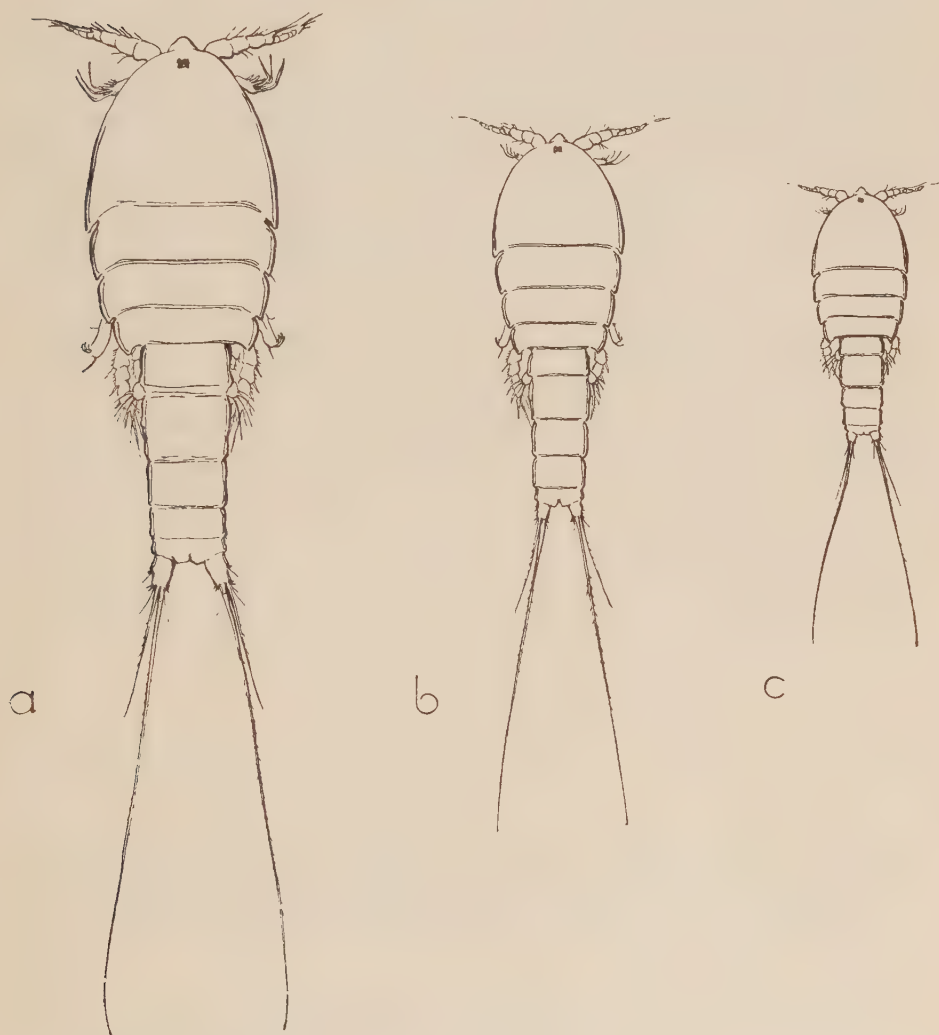


FIG. 20. — Tailles comparées des femelles de *Tigriopus brevicornis* (a), *T. fulvus* (b), *T. minutus*, n. sp. (c).

terminal de la P 2 du mâle, le développement plus poussé des spinules de l'article proximal du même appendice et à la base de la P 1 et la taille relative des soies des pattes natatoires. L'absence de pilosité à la mandibule, d'ornementation à la base de la A 2 et de la furca, indiquent encore une extrême réduction.

L'emploi du terme de cline s'impose dans un cas où il y a continuité dans la variation morphologique ou physiologique dans une série de formes. Dans le cas des *Tigriopus* méditerranéens, la série est constituée par les souches Villefranche (Livourne)-Sorrente-Alger-Madère ; la disposition en gradient du rapport $\frac{A}{B}$ ainsi que la réduction progressive des détails de l'ornementation, nécessitent l'introduction d'un terme destiné à faire ressortir cette transition graduelle de formes à l'intérieur d'une espèce unique.

En passant en revue les différents types de clines possibles, HUXLEY définit ainsi les clines uniformément continus (continuous smooth clines) :

« There are no sharp changes in the slope of the general cline, so that the population cannot properly be delimited into subspecific groups. The slope may be uniform throughout, but in most cases will vary from place to place though never abruptly and never becoming steep ».

Cette définition me semble être entièrement applicable aux cas étudiés. La seconde partie de ces recherches est destinée à appuyer ces conclusions par une analyse expérimentale des affinités entre presque toutes les souches dont il a été question.

CHAPITRE IV.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DES AFFINITÉS SYSTÉMATIQUES ENTRE LES DIFFÉRENTES SOUCHES DE TIGRIOPUS

Plusieurs séries d'essais d'hybridation, destinées à tester les degrés de parenté entre les différentes souches étudiées, appartenant aux espèces *brevicornis* et *fulvus*, ont été poursuivies pendant plusieurs

années. Il s'agissait d'abord de confirmer la légitimité de la scission taxinomique entre les deux formes, septentrionale et méridionale, ensuite d'évaluer, par une méthode biologique, l'homogénéité ou l'hétérogénéité systématique à l'intérieur de chacune des deux espèces.

L'intérêt de cette méthode réside dans le fait qu'elle permet d'apporter une correction aux facteurs subjectifs qui peuvent intervenir dans le travail du morphologiste même le plus consciencieux. Elle est malheureusement limitée par l'impossibilité dans laquelle on se trouve lorsqu'il s'agit d'élever la plupart des espèces et le *Tigriopus* représente une exception ; la rareté de ce genre de recherches dans le domaine des Crustacés rend le cas étudié d'autant plus important. Le critère d'interfécondité reste la base la plus sûre d'une définition spécifique et, dans le cas d'un Copépode, permet en même temps de préciser la signification des caractères morphologiques en fonction de leur stabilité qui est exceptionnellement grande.

L'interprétation de chacun des résultats a été basée sur une comparaison du développement obtenu après croisement entre souches différentes et le développement « normal » faisant suite à une fécondation « légitime ». C'est par l'appréciation de l'état d'un élevage à un moment déterminé, en notant l'état des pontes et des nauplius, le nombre de copépodites plus ou moins avancés et éventuellement d'adultes, que j'ai recueilli un ensemble de données qui me paraît suffisamment cohérent et susceptible de fournir une image assez nette des rapports taxinomiques caractérisant les *Tigriopus* européens.

Quelques précautions étaient indispensables pour contre-balancer l'influence éventuelle de variations extérieures, pouvant intervenir au cours des expériences et en fausser les résultats. N'ayant pas à ma disposition un équipement qui garantirait la constance des conditions expérimentales, quelques mesures ont été régulièrement prises de manière à remédier à cet inconvénient. En premier lieu, chaque type de croisement a été répété à différentes époques de l'année ; en second lieu, dans les cas d'interprétation délicate, un nombre aussi élevé que possible d'individus a été utilisé ; enfin, tous les élevages faisant partie d'une même série ont été maintenus dans les mêmes conditions d'alimentation, de température et d'éclairage, les bacs d'élevage étant conservés sur une même étagère et, même dans la mesure du possible, exactement superposés.

Le fait que les mêmes résultats aient été régulièrement acquis par

des expériences du même type mais faites à plusieurs mois, voire à plusieurs années d'intervalle, me paraît une garantie suffisante de leur validité, autorisant à les utiliser pour étayer des conclusions indiscutables.

Dans les tableaux qui résument les résultats expérimentaux, j'ai employé quelques signes conventionnels pour désigner l'état ou le stade des descendants apparus dans les cristallisoirs d'élevage. Le signe — signifie qu'il n'y a pas d'éclosion ou que l'éclosion n'a pas abouti à la formation de larves viables ; le signe + indique la présence de nauplius ; le signe ++ et +++ est employé pour un nombre de nauplius assez élevé et dans un état satisfaisant ; la lettre C indique la présence de copépodites, les lettres cp signalent la présence de couples ; enfin A marque qu'il y a des adultes. Ces dernières lettres, doubles ou triples, indiquent également la densité et l'état des individus. Les chiffres 1 ou 2 désignent, dans des cas particuliers, leur nombre précis.

1. — Hybridation entre souches septentrionales et méridionales.

Le premier essai de croisement entre représentants de populations d'origine géographique différente a été tenté, en 1952, entre des *Tigriopus* provenant respectivement de Roscoff et de Villefranche. Contrairement à ce que l'on pouvait escompter, en considérant les différences morphologiques comme peu importantes, il ne m'a pas été possible d'obtenir un seul descendant ayant dépassé le stade de métanauplius.

Les femelles de Roscoff, fécondées par les mâles de Villefranche forment des sacs ovigères qui contiennent des œufs fécondés, mais ces sacs sont rejetés avant toute éclosion, ce qui n'arrive pas dans le cas de fécondation « légitime ».

L'observation des sacs peut être facilement poursuivie en transportant le cristallisoir d'élevage sous la loupe binoculaire. On constate que presque tous les œufs renferment des embryons vivants, ce qui se reconnaît par la présence de la réserve vitelline rouge qui occupe le tube digestif, ainsi que par les mouvements des embryons, de plus en plus fréquents à mesure que l'éclosion approche. Après plusieurs heures et même une demi-journée ou plus, les nauplius commencent à éclore ; c'est avec beaucoup de difficultés qu'ils réussissent à se libérer de leurs enveloppes, montrant dès le début, par rapport aux nauplius issus d'un croisement légitime, une forte diminution de leur vigueur et de leur motilité. Un grand nombre d'entre eux ne parviennent pas à se dégager

de la mince pellicule bactérienne qui recouvre le fond du cristalliseur et, y restant englués, meurent peu après l'éclosion ; enfin, une partie des nauplius meurt sans avoir même pu sortir du sac ovigère. Même pour les nauplius qui présentent à l'éclosion le maximum de vigueur, le développement ne se poursuit pas ou du moins s'arrête à un stade peu avancé, quoique leur survie puisse aussi être assez longue, atteignant même plusieurs semaines. Dans quelques cas seulement, j'ai retrouvé, au bout d'environ un mois, quelques individus plus avancés que le nauplius I. Il m'a été impossible de déterminer leur stade exact sans une observation détaillée, qui était incompatible avec mon espoir de les voir poursuivre leur développement, mais il devait s'agir du II^e ou III^e stade nauplien ; dans peu de temps, ces rares survivants disparaissaient à leur tour.

Le croisement inverse, entre femelles de Villefranche et mâles de Roscoff n'a jamais abouti à l'éclosion d'un seul nauplius. Les sacs ovigères, rejetés au fond du cristalliseur, étaient selon toute vraisemblance également fécondés, ce que leur opacité rendait toutefois difficile d'assurer. J'avais supposé, tout d'abord, que la fécondation extérieure ne pouvait avoir lieu, étant donné que la taille des femelles de Villefranche était visiblement plus petite que celle des mâles roscovites, ce qui semblait rendre anatomiquement impossible l'accouplement ; en outre, les couples montraient un comportement insolite, continuant à rester « in copula » jusqu'à deux mois après la dernière mue de la femelle, faisant ainsi penser à un dérèglement dans la série des réflexes de fécondation. Depuis, l'observation directe m'a cependant prouvé que l'accollement des spermatophores était aussi normal que dans les cas des croisements légitimes.

Ces essais ont été répétés à sept reprises et ils ont porté au total sur une cinquantaine de couples, dans des conditions d'élevage variées. Tous m'ont conduit rigoureusement aux mêmes résultats. Plusieurs souches ont été successivement employées, sans que l'issue des expériences en soit modifiée. Particulièrement significatif est le cas des souches de Vigo, appartenant au type septentrional et de Madère qui sont de type nettement méditerranéen ; géographiquement, les deux souches sont assez proches. Cependant, les résultats de leurs croisements n'ont pas été différents de ceux obtenus en croisant les autres souches septentrionales, roscovites ou scandinaves, avec celles de Villefranche ou d'Alger.

2. — Hybridation entre souches septentrionales.

Des tentatives d'hybridation analogues ont été faites sur différentes souches de provenance septentrionale, représentant les populations des côtes de Norvège, de Suède, de la région de Roscoff et de la côte atlantique espagnole. Toutes se sont révélées parfaitement interfécondes, quel que soit le sens du croisement, et les descendants nés de ces croisements étaient féconds. Le croisement entre souches d'Espagne et de Norvège, géographiquement les plus éloignées, était le plus significatif. Il n'y a donc aucun indice qui parlerait en faveur de l'existence d'une incompatibilité génétique quelconque, comparable à celle qui s'est manifestée dans les croisements entre souches septentrionales et méridionales.

Il est possible que des expériences portant sur un très grand nombre d'individus auraient permis de déceler de petites différences dans la fécondité des produits de ces différents types de croisements. Mais les résultats que j'ai observés me permettent d'affirmer que ces différences, si elles existent, demeurent très faibles ; leur étude aurait exigé la surveillance d'un nombre considérable de cristallisoirs d'élevage et constitué un travail matériel disproportionné à l'importance du problème étudié.

3. — Hybridation entre souches de type méditerranéen.

Des essais préliminaires m'ont prouvé que si les souches croisées provenaient de lieux géographiques très voisins, on obtenait des descendants nombreux parvenant à l'état adulte. Si, au contraire, des individus de deux sexes étaient choisis dans des souches provenant de points géographiques éloignés, les résultats étaient variables suivant le type de croisement effectué. C'est donc à l'étude de telles hybridations, réalisées entre souches d'origine géographique éloignée, que je me suis particulièrement attaché. Afin d'éviter l'influence éventuelle d'une action des conditions du milieu, les hybridations ont été réalisées entre individus provenant de souches qui depuis plusieurs générations ont été maintenues à la Station Biologique de Roscoff dans des conditions d'élevage aussi identiques que possible.

A. — SOUCHES D'ALGER ET DE VILLEFRANCHE (tableaux 3, 4, 5, 6).

Le cas des souches d'Alger et de Villefranche est le plus important dans cette série, car les deux souches, qui habitent deux rivages opposés de la Méditerranée, présentent des caractères morphologiques différentiels les plus marqués à l'intérieur des populations méditerranéennes.

J'ai procédé à deux essais d'hybridation qui se sont échelonnés sur deux années. Les tableaux 3 et 4 montrent le degré d'affinité des deux souches et révèlent une inégalité dans les valeurs respectives des femelles de l'une et de l'autre souche, analogue à celle qu'avaient déjà mis en évidence les croisements entre la forme de Villefranche et la forme roscovite.

Dans le premier essai, j'ai constaté en général une grande mortalité des nauplius hybrides et un développement anormalement lent de ceux qui survivaient.

C'est seulement dans le cas des croisements ♀ A × ♂ V que quelques copépodites sont apparus dans les descendance. Le tableau 4 montre que dans les croisements réciproques, ♀ V × ♂ A, le développement s'est arrêté au stade nauplien. Malgré les soins tout particuliers accordés aux copépodites obtenus dans le premier type de croisement, aucun d'eux n'a pu être mené jusqu'au stade adulte.

Le deuxième essai (tabl. 5 et 6), fait l'année suivante, m'a fourni des résultats comparables aux précédents. Le tableau 5 montre que c'est seulement dans la descendance d'une femelle algéroise que sont apparus des copépodites assez nombreux qui, de toute manière, ne sont pas parvenus à l'état adulte. Le croisement réciproque (tabl. 6) m'a fourni, après un temps très anormalement long, qu'un seul nauplius dans un bac d'élevage.

Cette deuxième série expérimentale a donc donné des résultats encore plus défavorables que la première, mais les quelques indications obtenues parlent exactement dans le même sens que celles de la première expérience et permettent notamment de retrouver la différence des valences entre les deux types de femelles considérées.

L'observation détaillée des élevages contenant les femelles V a montré que la plupart des œufs qui n'éclosent pas, sont néanmoins fécondés. Les sacs ovigères, sombres au début, deviennent rougeâtres,

prenant ainsi l'aspect qu'ont normalement les sacs mûrs. L'observation à la loupe binoculaire montre des œufs clairs contenant une masse rouge centrale, mais le microscope ne révèle aucune structure embryonnaire.

Une expérience simple permet de conclure que ce changement d'aspect n'est propre qu'aux œufs fécondés. Des femelles vierges ont été placées dans les mêmes conditions d'élevage ; les sacs ovigères, rejetés au fond du cristalliseur, ont été suivis pendant un temps prolongé. Or, les œufs ont gardé leur opacité uniforme, sans changer de couleur, jusqu'à la décomposition finale.

B. — SOUCHES D'ALGER ET DE SORRENTE (tableaux 7, 8, 9).

Sorrente est la localité la plus méridionale de la côte européenne de la Méditerranée où des prélèvements de *Tigriopus* ont été effectués. Il est donc très remarquable que l'ensemble des résultats obtenus dans les croisements entre les souches d'Alger et de Sorrente se rapproche des résultats qui viennent d'être exposés pour les croisements entre les souches d'Alger et de Villefranche.

Les croisements entre femelles d'Alger et mâles de Sorrente n'ont pas permis d'obtenir, dans l'expérience du tableau 7, des copépodites ; cependant, les nauplius étaient au début assez nombreux et vigoureux. Le croisement réciproque a donné un résultat complètement négatif, aucun nauplius n'étant apparu.

Un nouvel essai, effectué avec un nombre plus élevé de femelles (tabl. 9) qui ont été maintenues ensemble, a abouti à un résultat comparable au précédent ; dans le cas de la femelle d'Alger, le développement des nauplius a conduit jusqu'au stade copépodite ; le résultat a été donc plus satisfaisant, mais les femelles de Sorrente n'ont eu aucune progéniture.

Le résultat global de ces croisements est donc faible et comparable au cas des souches d'Alger et de Villefranche. La valence des femelles d'Alger est supérieure à celle des femelles de la côte italienne, comme elle l'est aussi par rapport aux femelles de Villefranche.

C. — SOUCHES DE VILLEFRANCHE ET DE LIVOURNE (tableaux 10, 11).

Les résultats des croisements entre les souches de Villefranche et de Livourne sont nets et positifs quel que soit le sens du croisement,

et même avec un nombre très limité de femelles. Chaque femelle donne une descendance nombreuse qui se développe dans un temps normal jusqu'au stade adulte. Toutefois, les nauplius des femelles de Livourne semblent aboutir à leur stade final après un temps un peu plus long.

D. — SOUCHES DE VILLEFRANCHE ET DE SORRENTE (tableaux 12, 13, 14).

Le croisement Villefranche-Sorrente révèle une vitalité plus grande des nauplius dans le cas où la femelle de Villefranche est fécondée par un mâle de Sorrente (tabl. 12). Les nauplius qui éclosent en un nombre plus grand, arrivent au stade copépodite plus tôt que dans le cas réciproque (tabl. 13) et aboutissent au stade adulte. La valence des femelles de Villefranche est donc supérieure à celle des femelles de Sorrente.

Ce résultat a été confirmé par l'expérience du tableau 14, où les femelles respectives ont été rassemblées dans deux cristallisoirs et maintenues ensemble pendant toute la période des pontes. De nombreux adultes ont été obtenus de femelles de Villefranche, mais aucun n'est apparu dans le cristallisoir où ont pondu les femelles de Sorrente.

E. — SOUCHES DE LIVOURNE ET DE SORRENTE (tableaux 15, 16, 17).

Les souches de Livourne et de Sorrente ont donné un résultat analogue à celui du cas précédent. Les femelles de Livourne permettent d'obtenir régulièrement des adultes (tabl. 15); les femelles de Sorrente n'ont eu que des nauplius dans leur descendance (tabl. 16). Toutefois, dans l'expérience du tableau 17 qui a été faite dans les mêmes conditions que celle du tableau 11, c'est-à-dire en maintenant toutes les femelles ovigères dans le même cristallisoir, les femelles de Sorrente ont donné des copépodites. La valence des femelles de Livourne est comparable à celle des femelles de souche villefranchoise et également supérieure à la valence des femelles de Sorrente.

F. — SOUCHES D'ALGER ET DE MADÈRE (tableaux 18, 19).

Il était intéressant de soumettre au test de l'hybridation des représentants de deux souches qui proviennent de deux points assez distants l'un de l'autre et dont la position géographique respective est bien différente. L'appartenance de ces deux formes, dont l'une est

atlantique et l'autre méditerranéenne, au même type morphologique, devait permettre une confrontation particulièrement utile avec les résultats obtenus par les essais de croisement.

Les femelles de Madère fécondées par des mâles d'Alger donnent une progéniture nombreuse qui évolue jusqu'à l'adulte (tabl. 18). Le croisement réciproque est moins favorable ; les nauplius éclosent régulièrement, sont assez nombreux et vigoureux, mais les copépodites sont rares et n'atteignent pas le stade adulte (tabl. 19). Quoi qu'il ne soit pas exclu que l'on ne puisse obtenir d'adultes également dans ce cas, l'inégalité des valences des femelles respectives apparaît nettement. Le résultat global de l'expérience indique une affinité biologique assez grande des souches testées, concordant pleinement avec ce que l'on pourrait attendre en se basant sur les données morphologiques.

G. — SOUCHES DE MADÈRE ET DE VILLEFRANCHE
(tableaux 20, 21, 22, 23, 24, 25).

Les femelles des souches de Madère et de Villefranche ont donné, dans l'ensemble, une descendance assez peu viable. Les résultats de ces croisements sont assez déconcertants et n'ont pas pu être interprétés de la même façon que les précédents.

En effet, dans le cas de la femelle de Madère, on constate une grande fréquence des éclosions, et un nombre de nauplius survivants supérieur à celui que l'on trouve dans le croisement réciproque. Le développement ne dépasse jamais le stade nauplien (tabl. 20).

La descendance des femelles de Villefranche est beaucoup moins nombreuse et moins viable, mais, dans quelques cas favorables, elle va plus loin dans son développement en atteignant le stade avancé de copépodite (tabl. 21).

Cette expérience a été répétée deux fois. Les deux nouveaux essais ont donné des résultats comparables à ceux du premier. Le tableau 22 montre un nombre d'éclosions très réduit, avec des nauplius faibles, dans le cas des femelles villefrancoises. Mais dans deux cristallisoirs, des copépodites ont apparu. Par contre, dans le cas des femelles de Madère (tabl. 23), malgré des éclosions plus nombreuses et des nauplius plus vigoureux, aucun copépodite n'a été obtenu. Les tableaux 24 et 25 montrent les résultats d'une expérience où des copépodites ont été trouvés dans un tiers des cristallisoirs qui contenaient des femelles de

Villefranche ; parmi ces copépodites, la présence d'adultes mâles a été notée à la fin de l'expérience.

Les résultats des croisements Villefranche $\times$ Madère sont très difficilement interprétables, surtout en ce qui concerne le sens des valences. Dans l'ensemble, le résultat est, bien entendu, négatif, étant donné que la descendance des femelles de Madère n'évolue même pas jusqu'au stade copépodite, et que la plupart des nauplius des femelles de Villefranche meurt. Mais la présence d'adultes dans la descendance de certaines femelles de Villefranche oblige à renverser le sens de la valence pour une partie des individus et il est évident que tous les génomes ne sont pas comparables dans une de ces deux souches. Cette question ne pourrait être résolue que par une recherche approfondie du déterminisme du phénomène constaté, mais dans le cadre de cette étude de systématique, je me bornerai seulement à signaler la difficulté que ce cas apporte.

4. — Conclusions concernant les expériences d'hybridation.

En comparant les données fournies par l'ensemble des essais d'hybridation, on constate d'abord que l'affinité mutuelle des différentes souches est assez inégale suivant les cas et qu'il existe un rapport entre cette affinité et l'importance des barrières géographiques qui séparent les points d'origine des souches. Si l'incompatibilité est pratiquement totale entre souches septentrionales et méridionales, elle est inexistante entre souches appartenant à l'espèce septentrionale et plus ou moins prononcée entre souches de l'espèce méditerranéenne.

Ces faits sont en accord avec une série de constatations analogues, résultant des travaux de plusieurs auteurs et qui concernent un certain nombre d'espèces terrestres végétales et animales.

Les recherches de STRASBURGER et de ZIMMERMANN (1936) sur la Coccinelle *Epilachna chrysomelina* ont porté sur plusieurs races provenant de l'Europe méridionale, l'Asie occidentale et l'Afrique. Les hybridations entre ces souches ont montré que si dans beaucoup de cas on obtenait sans difficulté des hybrides, dans le cas de croisement entre races européennes et sud-africaines, le développement embryonnaire était anormal et se terminait par la mort de l'œuf.

PICTET a effectué, sur le Bombyx *Lasiocampa quercus* une série d'hybridations entre souches d'origine géographique différente (1936).

Les résultats obtenus de ces croisements ont amené cet auteur à la conclusion que la viabilité des hybrides est inversement proportionnée à la distance qui sépare les localités d'où proviennent les souches croisées.

Les études de MOORE (1949) sur plusieurs espèces du genre *Rana* et notamment sur les races géographiques de l'espèce *Rana pipiens* des États-Unis permettent de conclure dans le même sens que dans les recherches précitées. En faisant féconder des œufs de femelles provenant du territoire de l'État de Vermont avec du sperme d'individus originaires de l'État de Wisconsin, situé pratiquement au même niveau géographique, le développement obtenu est tout à fait normal. Si l'on prend du sperme de mâles des territoires du New Jersey ou de l'Okla-homa, donc des régions situées un peu plus au Sud, le développement montre un très léger retard ; avec le sperme de mâles de la Louisiane, plus au Sud encore, le retard est léger mais un peu plus marqué ; enfin, avec du sperme de mâles du Texas ou de la Floride, dont l'origine est donc la plus méridionale, le retard est plus marqué et accompagné d'une augmentation de la taille du crâne. L'auteur considère, que les résultats des croisements dépendent de la différenciation adaptative qui se manifeste à l'intérieur de l'espèce.

Quelques recherches plus récentes (1954) de BARR sur plusieurs espèces d'Anophèles et de TAIT sur la Punaise *Therapsus* montrent également l'existence d'incompatibilités liées à l'origine géographique des espèces ou des souches.

Pour les Invertébrés marins, le premier essai d'hybridation fait dans un but taxinomique, est de BACCI et LA GRECA (1953) sur l'Annélide Polychète *Ophryotrocha puerilis*. Ces auteurs ont montré que les croisements entre individus provenant respectivement de Naples et de Plymouth n'aboutissent qu'à la formation d'embryons qui meurent dans les premiers stades ; la différence morphologique entre les souches est très légère et le nombre de chromosomes est le même. En se basant sur ces faits, les auteurs proposent l'adoption d'une terminologie trinomiale pour désigner ces deux populations.

En ce qui concerne les Copépodes, les seuls travaux ayant utilisé la méthode biologique dans les recherches de systématique, sont de LOWNESS (1927) et de WIERZBICKA (1934) qui ont tenté d'éclaircir les rapports systématiques entre plusieurs formes de *Cyclops* européens.

D'autre part, les essais avec les *Tigriopus* ont mis en évidence un rapport déterminé entre l'incompatibilité des formes et le sexe. Le

phénomène de l'inégalité des résultats obtenus suivant le sens du croisement a été d'abord constaté dans le croisement interspécifique *brevicornis* $\times$ *fulvus*, ensuite dans tous les cas de croisements entre les souches de l'espèce *fulvus*. L'incompatibilité relative interspécifique est surtout connue chez les végétaux. Ainsi *Viola arvensis* $\varnothing$ croisée avec *V. rothomagensis* σ donne des graines qui germent normalement (CLAUSEN, 1926), tandis que le croisement réciproque donne des graines dont l'aspect n'est pas normal et qui ne germent pas. Les croisements entre *Cucurbita pepo* $\varnothing$ et *C. moschata* σ donnent des hybrides normaux et fertiles ; le croisement inverse n'aboutit pas à des graines viables (CASTELLER, 1928). *Epilobium luteum* $\varnothing$ croisé avec *E. hirsutum* σ produit des hybrides complètement stériles, (MICHAELIS, LEHMANN, 1931, BRUCHER, 1943). Cependant dans la plupart des cas, on obtient des hybrides adultes.

Chez les animaux, les exemples connus de valence reproductive¹ inégale ne sont pas nombreux et ne se rencontrent que dans des cas d'hybridation interspécifique, en particulier chez les Drosophiles. Ainsi, si l'on croise des femelles de *Drosophila melanogaster* avec des mâles de *D. simulans*, on obtient des hybrides dont une partie est stérile ; dans le croisement inverse, le pourcentage d'individus stériles est moins élevé. En outre, l'hybridation modifie la proportion des sexes. En dehors de ces cas, on ne trouve pas d'exemples de valence relative à l'intérieur d'une espèce, entre représentants de populations géographiquement plus ou moins éloignées et faisant partie d'un cline ; les recherches sur *T. fulvus* représentent le premier pas dans ce sens.

Les données exposées dans ce chapitre ont été schématiquement résumées sur la carte de la figure 21. Les souches y sont désignées par leurs initiales. Les flèches indiquent par leur taille le résultat global obtenu dans les différentes combinaisons et, par les directions dans lesquelles elles sont pointées, les femelles dont la valence reproductive est relativement plus faible.

Dans l'évaluation du résultat global on constate un rapport entre l'emplacement d'une forme et son affinité avec les autres. Ainsi l'in-

1. Je propose le terme de valence reproductive pour désigner l'aptitude d'une femelle donnée d'avoir une progéniture plus ou moins viable avec un mâle de souche ou d'espèce différente. L'expression « valence » a été employée dans le cas des « valences sexuelles » des Papillons *Lymantria*, où il s'agissait d'un mécanisme génétique précis ; le terme « reproductif » a une signification large et peut désigner tout facteur intervenant dans la reproduction. On peut d'ailleurs parler de la valence reproductive de l'un ou de l'autre sexe, du moins tant qu'on ignore le mécanisme déterminant du fait constaté ; les femelles ont été donc arbitrairement choisies, simplement dans le but de faire ressortir une régularité dans les rapports étudiés.

compatibilité entre les souches de la côte méridionale de l'Europe est peu marquée (Villefranche, Livourne, Sorrente), aucune barrière infranchissable n'interrompant la ligne pratiquement continue des populations ; par contre, l'affinité est faible entre souches provenant des côtes



FIG. 21. — Représentation schématique des affinités entre souches du genre *Tigriopus* des côtes européennes et limitrophes, avec indication du sens des valences reproductives.

opposées (Alger-Villefranche, Alger-Sorrente). D'autre part, le détroit de Gilbratar semble avoir une importance assez réduite en tant qu'obstacle, car l'affinité entre souches de Madère et d'Alger dépasse ce que l'on pourrait attendre d'après la distance géographique absolue, entre ces deux points. L'affinité entre souches de Madère et de Villefranche est, au contraire, moins marquée que dans le cas précédent, et conforme au critère géographique par rapport à ce cas.

De toute évidence, un ensemble de facteurs, en dehors de la configuration actuelle des côtes, doit avoir contribué à cette différenciation : courants, sens des migrations éventuelles dans le passé géologique, facteurs hydrographiques ou climatiques locaux. Mais quelles que soient ces influences, il est clair qu'il s'agit d'une variation géographique d'une unique espèce, dont les populations forment un cline continu, sans que des catégories interspécifiques puissent être établies. On peut comparer cette différenciation intraspécifique, jusqu'à un certain point, avec le cas des Mouettes, *Larus argentatus*, dont la série de races géographiques forme un cercle continu ; l'hybridation entre les formes voisines est régulière, mais les formes extrêmes de ce cercle, qui coexistent dans les régions septentrionales et occidentales de l'Europe, ne sont plus interfécondes (MAYR, 1940). Chaque chaîne de formes de *Tigriopus fulvus*, celle de la côte Sud de l'Europe ou celle que constituent les populations de l'Afrique du Nord, peut être assimilée à un cercle semblable dont les formes extrêmes sont interstériles. Une affinité un peu plus importante peut exister entre les populations appartenant aux deux chaînes, mais qui occupent des régions qui sont soit proches d'un centre commun de dispersion éventuel, soit insuffisamment séparées par des barrières géographiques.

Dans le cas des affinités entre populations, on retrouve donc la disposition en cline ; cette même disposition semble exister dans les rapports des valences reproductives. De même qu'on constate une supériorité de la femelle de l'espèce *brevicornis* par rapport à la femelle du *fulvus*, on trouve que $A > V$, S , que $V > S$ et que $M > A$. Les valences semblent donc décroître dans le sens de l'Est, mais le cas $M-V$ reste assez énigmatique. Il est toutefois impossible de traiter les données obtenues d'une manière rigoureusement schématique et d'en déduire des règles applicables à chaque cas sans exception. HUXLEY souligne la nécessité qu'il y a de prendre en considération l'influence que le milieu peut avoir sur l'adaptation d'une population d'un cline : « ... the environmental factors, though continuous in their variation, may alter their slope and reverse the sign of their change in an irregular way owing to geographical peculiarities of the regions, so as not to produce any broad graded effect. In such case we shall have an irregular profile of variation instead of an obvious cline ». Des recherches spéciales, relevant de la cytogénétique, pourraient peut-être apporter quelques précisions dans ce domaine.

En résumant l'ensemble de ces constatations, on peut dégager les points suivants :

1) Importance des facteurs géographiques et climatiques dans la répartition entre les espèces *T. brevicornis* et *T. fulvus*.

2) Légitimité de la séparation taxinomique des deux espèces *T. brevicornis* et *T. fulvus*.

3) Différenciation intraspécifique inégale des deux espèces, les résultats de l'étude des affinités génétiques confirmant les conclusions basées sur la morphologie.

4) Disposition en cline des formes à l'intérieur de l'espèce *T. fulvus*, concernant l'affinité et la valence reproductive.

CHAPITRE V.

VARIABILITÉ DES CARACTÈRES ET HÉTÉROGÉNÉITÉ DES POPULATIONS

Des observations portant sur l'aspect de la zone habitée par les *Tigriopus* m'ont suggéré l'idée que les très légères différences, évidemment moins prononcées que ne le sont celles qui ont servi à séparer les espèces ou à distinguer des formes locales, pourraient être trouvées au sein des populations qui occupent un même point géographique, voire une même station. Ces différences devraient résulter bien entendu, du patrimoine héréditaire des individus pour avoir de l'intérêt du point de vue microsystematique. Il s'agissait donc de passer du plan de l'analyse systématique à celui de la recherche des plus fines distinctions, qui permettent d'entrevoir une microdifférenciation écologique ou du moins la possibilité qu'une telle différenciation puisse s'établir dans des conditions favorables. Dans ce chapitre, il sera donc question des tendances qui peuvent se manifester parmi les populations d'un point géographique plutôt que d'une répartition stable et bien délimitée de formes facilement repérables.

Les caractères morphologiques différentiels qui ont fait l'objet du chapitre II et qui ont servi à la mise au point de la systématique de quelques espèces de *Tigriopus*, ne semblent pas, à première vue, être

très marqués : en effet, il s'agit de légères modifications dans l'ornementation fine des soies, de la présence ou absence de quelques rangées de spinules ou de poils, de la taille, de détails d'ordre quantitatif ; le nombre de soies portées par la P 5 de la femelle demeure le caractère le plus saillant. Pourtant, les hybridations ont montré que des écarts d'ordre morphologique, aussi petits soient-ils, sont accompagnés d'autres différences dans la constitution génétique et qui se manifestent à travers des incompatibilités plus ou moins fortes.

Il est d'autre part nécessaire d'insister sur le fait que toute la systématique des Copépodes est conditionnée par la stabilité de leurs caractères taxinomiques, dont l'étude est d'ailleurs facilitée par l'existence d'un état imaginal. A part les malformations évidentes ou les anomalies dans le nombre de certains éléments morphologiques qui ne se présentent jamais qu'à l'état de cas isolés ou qui sont particulières à certaines familles (par exemple, le nombre des soies de la P 5 chez certains membres de la famille des Cletodidés), les traits caractéristiques de chaque espèce se conservent fidèlement. C'est justement par rapport à cette « rigidité » morphologique que la moindre modification, touchant des caractères même très menus, mais d'une manière durable, prend une importance réelle et doit être examinée avec soin.

1. — Conditions écologiques générales.

La bande côtière à *Tigriopus* comprend, dans les régions à marée, comme l'est celle de la Manche, toutes les cuvettes depuis le niveau le plus élevé qui confine avec la végétation terrestre, jusqu'à la zone des *Fucus*, où les *Tigriopus* ne se rencontrent qu'exceptionnellement ; les cuvettes inférieures et intermédiaires sont caractérisées par les Entéromorphes.

Il est aisé d'admettre, sans procéder à des recherches appropriées, que les cuvettes situées à des niveaux différents, doivent constituer des micromilieus assez inégaux à tout point de vue. Les cuvettes du niveau supérieur ne sont atteintes par la mer qu'aux périodes de très forte marée et ne sont habituellement alimentées que par les embruns ou, plus fréquemment encore, par les pluies. En été, l'évaporation peut amener à de très fortes concentrations salines, tandis qu'en hiver l'eau devient saumâtre. La végétation qu'elles contiennent et qui confère à l'eau sa coloration vert-jaunâtre, parfois rouge, est constituée unique-

ment de Protistes. Les cuvettes situées plus bas sont régulièrement submergées par chaque marée, contiennent presque toujours un tapis d'Entéromorphes et constituent certainement un milieu beaucoup plus stable.

2. — Mise en évidence de l'hétérogénéité au sein des populations d'une station.

La première tentative de dépistage des différences supposées a été effectuée à l'aide de tests physiologiques très simples. En principe, il s'agissait de soumettre des lots d'animaux de souche différente à une épreuve physiologique et, après répétition des essais, de comparer les résultats numériques obtenus. Pour être probants, ces essais exigeaient que les souches à tester soient élevées au laboratoire pendant plusieurs générations, et dans des conditions aussi semblables que possible ; quant aux échantillons amenés directement de la nature, il était indispensable de les garder plusieurs jours au laboratoire avant de les soumettre à un test quelconque, l'état d'équilibre avec le milieu étant la première condition pour que le caractère physiologique fondamental d'un animal puisse être dégagé¹.

Quelques essais complémentaires ont été destinés à montrer l'extrême variabilité des réactions physiologiques en fonction des conditions du milieu.

Ces expériences, simples dans leur principe et servant uniquement à des recherches systématiques, ne requièrent pas un équipement complexe comme c'est généralement le cas dans l'expérimentation physiologique pure. Il s'agit ici essentiellement de comparer des lots d'animaux avec une précision suffisante pour que dans une même expérience puissent apparaître des différences caractéristiques. Une surveillance attentive de l'uniformité des conditions dans lesquelles doivent être placés les animaux avant et durant l'expérience est la seule garantie de cette précision.

1. Une expérience consistant à exposer les animaux au froid prouve que, malgré l'adaptation aux mêmes conditions du laboratoire, les caractères physiologiques restent conservés. Vingt animaux de la souche de Villefranche et autant d'individus d'une souche roscovite ont été placés dans un réfrigérateur à -2° , dans le même volume d'eau. Après 70 heures, tous les V étaient morts, tous les R en vie. Une expérience complémentaire a montré que les R mouraient à environ -6° . On peut considérer que des caractères physiologiques différentiels de moindre importance caractérisant des souches d'origine écologique différente, restent également distincts. KRUMBIEGEL, TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, MUNRO FOX, LECLERCQ, REED et collab. ont bien mis en évidence les distinctions physiologiques entre espèces ou races.

Ces essais ont été faits avec deux souches récoltées à proximité de la Station Biologique de Roscoff, au rocher appelé Madera, dans des cuvettes situées à deux niveaux nettement différents. Elles seront désignées par les initiales S (supérieure) et I (inférieure). La mise en élevage date de 1954 ; les essais ont porté sur des individus appartenant à plusieurs générations successives nées au laboratoire et ont été poursuivis pendant plus d'un an. Seules, des femelles ovigères ont été utilisées.

A. — COMPORTEMENT RHÉOTACTIQUE.

Le dispositif qui m'a servi dans ces expériences consiste en un tube de verre légèrement incliné, de 40 cm de long et de 2 cm de diamètre, portant à son extrémité inférieure un tube en caoutchouc très souple que l'on ferme avec une pince. Le tube est rempli d'eau de mer par l'autre extrémité. Avec une pipette, on y transporte les animaux à tester. L'eau s'écoule après ouverture du tube dans un cristallisoir en entraînant une partie des animaux. Après l'évacuation totale du tube, les animaux sont dénombrés ; les autres sont récupérés par rinçage.

La condition essentielle qui permet une expérimentation correcte est le maintien à une vitesse constante de l'écoulement de l'eau dans le tube, ce qui est assuré par la stabilité du tube et de la pince.

Chaque essai a porté sur un lot de 20 individus qui étaient placés dans le tube un à un. Ainsi transportés, les animaux restent groupés autour de la partie supérieure de la colonne d'eau. Après ouverture du tube en caoutchouc, le courant descendant provoque chez les Copépodes une réaction rhéotactique positive qui se manifeste par une nage dans le sens contraire à la direction du courant et par une fixation à la paroi du tube. A chaque expérience, l'essai était répété dix fois en faisant alterner les deux lots afin que soient annulés les effets éventuels des variations du milieu extérieur qui pourraient surgir au cours de l'expérimentation.

Le tableau 26 indique les résultats de cinq expériences effectuées avec les deux souches de Madera. Les chiffres représentent le nombre d'animaux entraînés par le courant à chaque essai, et les résultats d'ensemble pour chaque expérience. Il apparaît nettement que les animaux de souche S ont résisté avec plus de vigueur à la force du courant que ceux de souche I.

Deux expériences comportant seulement cinq essais ont été faites sur deux lots d'animaux provenant directement de la nature, de la même station et des mêmes niveaux que les souches S et I (tabl. 27). Les résultats sont comparables à ceux du tableau 26.

B. — RÉSISTANCE AU MILIEU HYPOTONIQUE.

En songeant aux grandes diminutions de la concentration saline que doivent supporter les *Tigriopus* des cuvettes supérieures, il m'a semblé utile de vérifier si la résistance à une brusque chute de salinité n'était pas plus grande dans le cas des souches S que dans les autres, ce qui, *a priori*, pouvait être considéré comme très probable.

Une expérience a été faite dans cette intention à la température ordinaire du laboratoire (env. 18°) (tabl. 28). Douze lots de 50 individus étaient placés dans un même volume d'eau douce. Les chiffres montrent le nombre de survivants noté à la fin de chaque journée dans chacun des six lots de chaque souche, le total étant rapporté dans la septième colonne. On constate que la souche S a eu régulièrement un nombre de survivants nettement plus élevé que la souche I, avec une augmentation de la mortalité moins rapide. Aucun animal n'a été trouvé vivant au-delà du 5^e jour.

Une nouvelle expérience a été effectuée à une température un peu plus élevée (23°5) avec huit lots de 50 animaux (tabl. 29). Les résultats étaient tout à fait comparables à ceux de l'expérience précédente, avec une mortalité plus élevée dans les deux souches. Je n'ai pas trouvé de survivants après le 4^e jour.

C. — RÉSISTANCE A UN INHIBITEUR DU MÉTABOLISME.

a) *Expériences sur des souches élevées au laboratoire.*

Le troisième test a été basé sur l'hypothèse que des différences de nature métabolique pourraient aussi caractériser les deux souches. Dans une série d'expériences, j'ai soumis des lots des souches S et I à l'action du cyanure de potassium. Les essais ont été faits suivant une technique aussi simple que celles qui ont été employées dans les autres tests.

Des lots de 20 individus, pris dans des élevages les plus semblables par leur état, étaient transportés dans 250 cc d'eau de mer filtrée long-

temps à l'avance, où ils restaient pendant 48 heures, pour être ensuite placés dans des cristallisoirs de 10 cm de diamètre, contenant le même volume de la même eau de mer. Après quelques heures, chaque récipient recevait 40 gouttes d'une solution de KCN à 10 %. Au bout de 25 minutes, les animaux s'immobilisaient au fond. Après une brève attente, l'expérience était interrompue et les animaux transportés dans une première eau de mer — pour être débarrassés du cyanure — et ensuite dans une deuxième eau. Environ 1/2 heure après, le « réveil » des survivants commençait. Le dénombrement peut être fait le jour même, mais il est préférable d'attendre le lendemain pour que le nombre définitif des survivants puisse être fixé.

Toutes les phases de ces expériences doivent être chronométrées afin d'obtenir une synchronisation suffisamment précise des différentes manipulations. Pour que les résultats des essais puissent être tranchants, il est nécessaire de déterminer préalablement la durée la plus convenable de l'exposition au cyanure ; cela se complique par le fait que la sensibilité peut varier suivant l'état physiologique des animaux qui dépend étroitement des conditions extérieures, notamment de la température. Mais il est assez facile de déterminer le temps d'action le plus favorable en notant le nombre de minutes qui sépare la chute de la dernière goutte de KCN du dernier mouvement observé dans les deux lots ; l'action du KCN doit être arrêtée après un temps un peu inférieur à celui-là. Par exemple, s'il faut 12 minutes d'action du KCN pour que tout mouvement cesse, on doit attendre encore 8 à 9 minutes avant d'achever l'expérience par le transfert dans l'eau de mer pure. Il est important de mesurer soigneusement tous les volumes d'eau.

Le tableau 30 indique le nombre de survivants des deux lots dans 15 expériences. Dans certains cas, l'écart est grand, dans d'autres, il est réduit à l'unité, mais il est partout en faveur des échantillons de souche I, quel que soit le résultat numérique absolu. La sensibilité de la souche S au cyanure de potassium est donc plus grande.

b) *Expériences sur des échantillons prélevés dans la nature.*

J'ai tâché de vérifier si des populations « in situ » montraient une régularité dans leur répartition en fonction de la sensibilité au cyanure. Dans cette intention, des prélèvements d'échantillons de *Tigriopus* ont été effectués dans trois stations assez éloignées l'une de l'autre.

Les cuvettes ont été choisies à tous les étages de la zone à *Tigriopus*. Dans certains endroits, à cause de la conformation particulière de la côte, les niveaux supérieurs ou intermédiaires n'étaient pas représentés. Les échantillons ont été prélevés aussi bien du côté exposé aux vagues qu'aux points plus abrités. Après un séjour de 48 heures au laboratoire, les animaux étaient soumis au test du KCN.

Le tableau 31 montre le résultat des expériences. Le nombre des survivants est le plus faible au niveau supérieur, tandis que le niveau franchement inférieur présente les plus gros chiffres. D'après ces données, une décroissance de la sensibilité des populations dans le sens des niveaux plus bas semble être manifeste. Les résultats des expériences sur les souches S et I du laboratoire seraient en concordance avec ces dernières constatations.

Il est toutefois nécessaire d'être très prudent avant de considérer cette disposition « en cascade » comme un phénomène qui se retrouverait à coup sûr à chaque prospection. Il ne faut pas perdre de vue le fait que des migrations de populations sont possibles durant chaque marée, en particulier aux niveaux plus bas, à l'occasion de perturbations quelconques dans les conditions du milieu ; d'autre part, des modifications prolongées peuvent provoquer même un renversement temporaire de la disposition des populations, dont les caractères différentiels sont somme toute assez légers. Tous ces facteurs peuvent notablement influencer le résultat d'une prospection effectuée suivant le critère du niveau.

Une seule et très simple expérience, effectuée dans l'intention de mettre en évidence l'extrême labilité des réactions physiologiques, montre l'effet du facteur temps après une modification peu importante des conditions extérieures.

Six lots de 20 individus de souche S et autant d'individus de souche I, provenant de deux élevages déterminés, ont été placés dans l'eau de mer ordinaire qui sert aux expériences ; cette eau est conservée au laboratoire pendant un certain temps et ne contient pas de microflore. Deux lots de chaque souche ont été soumis au test du cyanure après 1 heure, deux autres après 48 heures, les deux derniers après 150 heures (tabl. 32).

Dans les deux premiers lots, on retrouve le rapport de survivants caractérisant les deux souches ; dans les deux lots suivants, l'écart est dans le même sens, mais moins prononcé ; dans les deux derniers

lots, l'écart a pratiquement disparu, avec un nombre de survivants I encore plus réduit. On remarque en même temps un changement dans la réaction phototropique qui, fortement positive chez les animaux mourants, surtout de souche S, disparaît dans le troisième essai.

Les résultats numériques dans chaque essai peuvent donc varier simplement en fonction du temps de séjour dans les bacs d'expérience. Dans les essais au cyanure du tableau 30, ce temps était toujours en deçà de la limite où les rapports numériques s'égalisent, et l'application du test ne pouvait être gênée par ce facteur. Du point de vue théorique, l'expérience du tableau 32 montre que le véritable caractère physiologique d'une souche donnée ne saurait être défini par une valeur constante, d'une manière statique, mais plutôt par une capacité de réaction caractéristique devant des changements qui peuvent survenir dans le milieu extérieur. Si la souche S semble de plus en plus s'adapter aux conditions nouvelles imposées par l'expérimentateur, et devient plus résistante à l'action du cyanure, la souche I, moins sensible au début, semble s'être sensibilisée à cet agent au cours de l'expérience.

D. — VARIABILITÉ MICROMORPHOLOGIQUE.

Comme je l'ai indiqué au chapitre II, on peut déceler une très légère variabilité concernant les soies de la P 6 du mâle ; mais le fait que chez un même individu cette variabilité affecte différemment les deux côtés du corps et que dans une même cuvette on trouve aussi bien des individus ayant des P 6 à soies glabres que d'autres à soies plus ou moins poilues, montre qu'il s'agit d'un caractère trop faible pour qu'il puisse servir dans un essai de recherche microtaxinomique. J'ai donc essayé de repérer un autre caractère qui serait plus facile à observer et qui posséderait des éléments méristiques.

Mon attention a été attirée par la garniture de spinules qui longe le rebord de chaque article des pattes natatoires. Il existe une analogie entre mon choix et celui de MARSHALL et ORR qui ont utilisé la denticulation du rebord de la coxa pour distinguer les formes géographiques chez *Calanus finmarchicus*. Ici, c'est l'appendice entier qui a servi ou, plus exactement, l'endopodite auquel je me suis limité, les spinules en étant moins nombreuses et alignées d'une manière plus régulière (fig. 33). Des échantillons de dix individus ont été d'habitude utilisés. Le nombre de spinules de chaque article de chaque patte était

noté et les totaux des différents échantillons étaient comparés. Seules les femelles ont été utilisées.

On constate tout d'abord que ce caractère présente une très grande variabilité ; ainsi, dans une série d'échantillons prélevés à différentes époques dans les environs du laboratoire, j'ai relevé, sur deux individus, un minimum de 85 spinules et un maximum de 157 spinules. De telles variations sont assez surprenantes chez des animaux dont la morphologie est caractérisée par une grande stabilité morphologique et il est difficile de les considérer comme de simples fluctuations phénotypiques ; j'ai donc cherché à faire ressortir quelques régularités de l'ensemble des observations effectuées dans ce domaine.

L'examen de deux échantillons récoltés à deux niveaux nettement différents à Roscoff et de deux autres prélevés de la même manière à Villefranche sur mer a montré que le total des spinules de dix individus était légèrement plus grand dans le cas des populations situées au niveau supérieur : 1201 contre 1163 (P 2-P 4 ♀) et 756 contre 725 (P 3-P 4 ♂) à Roscoff (juillet 1955) et 1296 contre 1233 (P 2-P 4 ♂) à Villefranche (avril 1956). Cette observation m'a amené à supposer que cette tendance à une augmentation du nombre de spinules pourrait être caractéristique de certaines populations, au même titre que les propriétés physiologiques. Cependant, une vérification effectuée sur les souches S et I du laboratoire ne m'a permis de constater qu'une fluctuation impossible à interpréter.

J'ai essayé d'établir si la densité des spinules montrait une variabilité dans le temps et si cette densité pourrait aussi être en rapport avec l'origine géographique des souches de *Tigriopus*.

Une prospection sommaire des environs du laboratoire à deux époques de l'année — au début et vers la fin de l'hiver (ou vers le milieu de l'été dans un cas) a montré que sur six stations, cinq étaient caractérisées par des populations ayant un nombre de spinules légèrement supérieur au mois de janvier (tabl. 33). A cette observation, on peut ajouter celle concernant les totaux de spinules des échantillons de Roscoff et de Villefranche (juillet et avril). Un rapport semble donc exister entre la densité des spinules et la saison.

D'autre part, deux vérifications du nombre de spinules de toutes les souches des espèces *brevicornis* et *fulvus* du laboratoire, effectuées au hasard en septembre 1955 et en août 1956, ont donné des totaux assez différents suivant les souches (tabl. 34). La variation de la den-

sité de spinules entre les deux dates montre une allure régulière et semble être pour chaque espèce d'autant plus forte qu'une souche donnée est plus méridionale par son origine. Seule la souche de Norvège semble faire exception ¹.

Les *T. minutus*, les plus au sud de tous, semblent posséder le nombre le plus réduit de spinules. Trois exemplaires de l'unique échantillon que j'ai pu me procurer ont été sacrifiés pour cette vérification qui a donné : 83, 88 et 102 spinules, un nombre très bas. Dans ce cas, la réduction de la densité des spinules accompagne la simplification des autres détails morphologiques.

E. — L'ALBINISME.

Dans l'une des six souches récoltées à Roscoff au rocher Madera en janvier 1956, j'ai trouvé au bout de plusieurs générations des individus dont le tégument est parfaitement incolore. Ce caractère *albinos* est récessif par rapport au caractère normal fauve ; des couples ont été isolés et l'élevage de la nouvelle souche poursuivi.

Ces animaux incolores sont faciles à repérer, car ils tranchent nettement sur la masse des *Tigriopus* fauves dans une culture à Chlorelles. L'examen détaillé montre une absence totale de pigment fauve, ce qui a pour effet de les rendre pratiquement invisibles sur fond blanc. La seule partie colorée est l'œil dont la coloration semble être moins intense que chez les animaux normaux. Les sacs ovigères restent également blancs et le tube digestif des nauplius, régulièrement coloré en rouge par la réserve vitelline, ne laisse transparaître que la couleur que lui confèrent les microorganismes ingérés et apparaît vert dans les élevages à Chlorelles. Je rappellerai ici la décoloration des animaux d'élevage qui survient lorsque la source alimentaire ne contient pas les éléments nécessaires à la formation du pigment fauve. Cette décoloration accidentelle représente une phénocopie seulement partielle du génotype *albinos* récessif, car les nauplius descendant des animaux carencés contiennent la réserve rouge.

1. L'exception que fait la souche de Norvège, géographiquement la plus nordique, pourrait être le reflet de son adaptation au climat des côtes norvégiennes et qui persiste en élevage. Une comparaison des températures moyennes de Bergen et de Lysekil (région du Gullmarsfjord) montre un hiver beaucoup plus rigoureux dans cette dernière région, située pourtant au sud ; les moyennes pour janvier sont respectivement de 5,5° et 0,67°. Puisque les caractères physiologiques des espèces se conservent, il n'y a aucune raison de refuser la même propriété aux souches ou formes appartenant à une même espèce mais de provenance différente.

Cette mutation *albinos* doit être considérée comme un cas particulier d'hétérogénéité au sein d'une population. Il me semble important de spécifier que cette souche provient d'une cuvette située au niveau le plus bas dans cette station, à l'extrême limite de la zone à *Tigriopus* ; dans aucune autre souche de la même récolte des mutants n'ont apparu.

3. — Conclusions concernant l'hétérogénéité des populations et la variabilité.

Les conclusions résultant de cette enquête préliminaire peuvent être ainsi résumées :

1) Des individus provenant de populations différentes d'un même point géographique peuvent présenter des propriétés physiologiques héréditaires distinctes.

2) Un début de différenciation plus ou moins stable des populations en fonction des conditions particulières dominant dans les différentes cuvettes d'une même station peut être envisagé.

3) Les microcaractères montrent une variabilité quantitative assez importante, dépendant probablement d'une action de facteurs héréditaires dans des conditions extérieures données.

L'emploi des tests physiologiques m'a été suggéré par d'anciens travaux d'ALLEE et de CHILD. Le premier auteur a trouvé que la sensibilité de l'espèce *Asellus communis* au cyanure de potassium augmente proportionnellement avec l'intensité de la réponse rhéotactique positive. D'après CHILD, d'autre part, qui a étudié des Planaires, cette sensibilité serait l'indice d'un métabolisme élevé, ce qui est facilement concevable, étant donné l'action inhibitrice bien connue de cette substance sur les processus respiratoires. La souche S aurait donc un métabolisme plus intense et se serait multipliée dans la nature à un niveau ou à un point qui lui était favorable ; sa plus grande résistance à la dessalure serait un autre aspect de cette corrélation entre la physiologie et le milieu.

Il est probable que les cuvettes du niveau supérieur offrent le plus souvent un ensemble de conditions qui réalisent l'optimum écologique correspondant aux préférences des animaux de tendance S. Les variations écologiques dans ces cuvettes sont beaucoup plus intenses que dans celles des niveaux plus bas et exigent en même temps des possibilités d'adaptation bien plus marquées. Le terme d'eurybionte, qui

désigne l'ensemble des propriétés physiologiques des *Tigriopus* en général, s'applique particulièrement bien aux animaux S.

La résistance à la dessalure, autrement dit l'eurhyalinité extraordinaire des *Tigriopus* permet en particulier l'adaptation à un facteur qui est limitant pour la plupart des animaux marins. D'après l'opinion de PRENANT concernant la faune des estuaires, l'afflux d'eau douce entrave la respiration des espèces marines. Or, c'est aux niveaux les plus élevés des rochers que l'on trouve les plus fortes dilutions de l'eau de mer, et les cuvettes des régions pluvieuses ne contiennent le plus souvent que de l'eau saumâtre ; ces conditions sont justement comparables à celles qui règnent aux endroits où s'affrontent l'eau douce et la mer. Les animaux S sont donc métaboliquement plus actifs, — d'après THIENEMANN le passage des animaux de l'eau de mer dans les eaux à salinité réduite est caractérisé par une augmentation de l'intensité respiratoire — mais en même temps plus résistants aux facteurs qui dans la nature peuvent entraver le métabolisme.

Sur le plan anatomique, les recherches de LANG ont montré une convergence des *Tigriopus* avec les Copépodes d'eau douce en ce qui concerne la structure de la glande maxillaire. Il est évident que ces convergences doivent être encore plus profondes et que les *Tigriopus* possèdent un équipement enzymatique qui leur permet de surmonter la barrière que représente l'eau douce ; en outre, les Chlorelles et, d'une manière générale, les protophytes verts qui constituent la nourriture la plus appropriée, doivent également contribuer au maintien du niveau métabolique optimal.

Quant aux animaux de tendance I, ce sont des conditions plus stables qui doivent les attirer et qu'assure une submersion quotidienne par la marée montante. Des observations de HERDMAN ont déjà montré le rôle de support et d'abri que jouent les filaments de ces algues et il est probable que l'aliment suffisant doit se trouver sur le même substrat.

La variation dans le temps que l'on peut constater dans le cas des spinules est le fait soit d'une sélection temporaire de phénotypes correspondant à des conditions externes données, soit d'une réaction différentielle du génotype dans les mêmes conditions. Il n'appartient pas à cette étude de s'occuper de ce problème particulier ; je voudrais seulement exprimer l'opinion qu'une différenciation plus ou moins durable des populations où dominent les animaux dont la tendance

physiologique correspond aux conditions extérieures du moment est fort probable. Les différences phénotypiques affectant des détails ornementaux peuvent accompagner les caractères distinctifs physiologiques : BATTAGLIA a déjà montré l'existence d'une variation saisonnière de la forme générale du corps pour les *Porcellidium*. Si la prospection des souches du laboratoire (tabl. 35) parle en faveur d'un déterminisme génétique de la variation du caractère « spinules », on ne saurait contester la possibilité d'existence d'une différenciation génotypique semblable, pour le même caractère, au sein des populations d'une même souche.

Un grand nombre de facteurs peut agir sur la distribution de petits mutants : facteurs microécologiques, variations saisonnière, migrations plus ou moins fréquentes, hybridation constante, mélange de générations successives. Mais il est probable que, en gros, il y ait échelonnement « en cascade » d'un grand nombre de populations suivant leurs préférences métaboliques.

Ceci apparaît d'autant plus plausible que des recherches effectuées par BALDI et ses collaborateurs sur la répartition de populations de différentes espèces de Copépodes d'eau douce (Cyclopoïdes, Diaptomides) ont montré la possibilité de coexistence de populations morphologiquement un peu différentes d'une même espèce à des points éloignés d'une même couche d'eau dans un lac. D'autre part, PORA a étudié la différenciation en races de *Leander squilla* dans la Mer Noire suivant des préférences de salinité. Les quelques observations concernant les *Tigriopus* peuvent facilement être interprétées d'une manière analogue. Les mélanges de populations ne sont certainement pas très fréquents, du moins au niveau le plus haut. J'ai pu suivre pendant plus d'un an l'évolution d'une de ces cuvettes. Pendant l'été très chaud de l'année 1955, une des cuvettes du rocher Madera abritant d'habitude une population très dense resta à sec et ne fut remplie d'eau qu'en automne. Malgré le développement abondant de l'habituelle florule microscopique, aucun Copépode n'apparut au courant de l'année 1956, où les marées étaient assez faibles. C'est seulement en 1957 que je constatai la présence de quelques *Tigriopus*. Le peuplement des cuvettes supérieures doit donc être considéré comme généralement lent et l'apport extérieur, par conséquent, limité.

J'estime que la variation sporadique de certains autres caractères peut dépendre d'un déterminisme proche de celui qui régit la den-

sité des spinules. Il s'agit notamment de l'articulation qui sépare en deux parties le dernier article de l'exopodite A 2, exceptionnellement apparue dans un cas et que j'ai mentionnée au chapitre II. Il est caractéristique que les spinules, lorsqu'elles se trouvent en grand nombre sur l'article, sont minces, tandis que les spinules clairsemées sont robustes ; parfois, le nombre varie du simple au double d'un article au suivant ; on a l'impression d'un mécanisme de dédoublement qui agirait à ce niveau, et on ne saurait exclure la possibilité d'une action semblable dans le cas des articles d'un appendice regressé comme l'est l'exopodite A 2 et qui en outre varie le plus d'un groupe à un autre.

CHAPITRE VI.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

De l'ensemble de ces recherches, dont le but était d'éclaircir quelques rapports taxinomiques à l'intérieur du genre *Tigriopus*, on peut déduire les conclusions suivantes :

1) Les échantillons européens d'origine septentrionale et ceux de la région méditerranéenne se distinguent par des caractères différentiels constants qui obligent à les considérer comme représentants de deux espèces distinctes : *T. brevicornis* (O. F. Müller) et *T. fulvus* (Fischer).

2) Des expériences d'hybridation révèlent une incompatibilité génétique complète entre les deux espèces, confirmant ainsi la nécessité de leur séparation systématique.

3) L'espèce *fulvus* est caractérisée par une plus grande hétérogénéité à la fois morphologique et génétique.

4) La nature continue des différences intraspécifiques de l'espèce *fulvus* oblige à considérer les souches étudiées comme des formes de cette espèce, constituant un cline.

5) Le genre *Tigriopus* contient au moins quatre espèces (*T. brevicornis*, *fulvus*, *californicus*, *minutus*, n. sp.).

6) La tendance dans la classification des *Tigriopus* et probablement de tous les Harpacticoïdes doit être aussi analytique que possible.

7) Des recherches préliminaires au niveau des populations indi-

quent l'existence d'une variabilité des petits caractères ainsi qu'une hétérogénéité d'ordre surtout physiologique, susceptible de déterminer une différenciation plus ou moins durable parmi les populations naturelles.

Les deux premiers points justifient ensemble la coupure systématique proposée dans la partie morphologique de ce travail. D'après la terminologie taxinomique actuelle, le terme de sous-espèce doit être exclu par définition ; le terme de « variété », d'autre part, n'a aucune signification. Le rang d'espèce seul convient dans un cas où toute continuité morphologique ou génétique fait défaut. Par contre, les deux points suivants résument les rapports nuancés que l'on trouve dans l'étude de l'espèce méditerranéenne. Les comparaisons méthodiques entre échantillons venant de points plus ou moins distants ont permis de déceler des différences touchant l'affinité génétique et la morphologie sans qu'il soit possible d'établir des distinctions taxinomiques qui s'interposeraient entre l'espèce et ses nombreuses formes locales. Il est clair, même si l'on ne dispose que d'un nombre relativement faible d'échantillons, que ces formes s'insèrent dans une série continue suivant un gradient géographique. Ainsi, une série morphologique s'étale dans le sens Nord-Sud (Villefranche-Italie-Alger-Madère), accompagnée d'une réduction des rapports de parenté proportionnée à la distance ou à l'importance des barrières qui séparent les souches. Les côtes européennes sont donc habitées non pas par une unique espèce, comme on l'avait cru jusqu'à présent, mais par deux espèces monotypiques distinctes.

Cette continuité que l'on peut relever d'après les exemples étudiés, amène à un rapprochement avec des conceptions formulées par plusieurs auteurs. C'est aux notions de cercles de races de RENSCH ou de cercles de formes de LORENZ que l'on pense d'abord ; mais c'est surtout la notion moderne et bien élaborée de clines établie par HUXLEY dès 1938 qui correspond aux rapports existant à l'intérieur de l'espèce méditerranéenne. Cependant, si la disposition en gradient semble être dominée par des facteurs géographiques généraux, les facteurs locaux ne doivent pas être oubliés dans l'interprétation de tel ou tel autre cas.

Dans le cas des *Tigriopus*, soumis aux facteurs hydrographiques mais certainement davantage encore aux effets multiples du climat local, il est particulièrement important d'envisager la possibilité de

telles influences dans la constitution d'une forme donnée, notamment dans les cas où se manifeste un écart morphologique ou génétique inattendu.

Des investigations sur une plus vaste échelle devraient approfondir des observations, par exemple par une recherche des isophènes le long des deux rivages apennins et sur la côte dalmate et par une exploration détaillée des points de séparations importants, tels que Gilbratar. De même, l'aire de répartition de l'espèce *minutus* reste à préciser. Il n'est pas exclu que des recherches futures obligent à ajouter d'autres espèces à celles qui jusqu'à présent constituent le genre *Tigriopus*. Il est peut-être permis d'étendre ces considérations à l'ensemble des Harpacticoïdes. Les quelques treize cents espèces que l'on connaît actuellement apparaissent en réalité comme un nombre minimum qui, à la lumière des études expérimentales visant à une analyse plus serrée des affinités systématiques, pourrait facilement être élargi. Une tendance « pulvérisatrice », à condition d'être judicieusement appliquée, ne peut être qu'utile dans ces recherches où des caractères autrefois négligés acquièrent une grande importance.

Au point de vue phylogénétique, la question de l'origine des petits caractères se pose. Par rapport au *fulvus*, l'ornementation du *brevicornis* est plus simple. Il n'y a pas de rangées de spinules à la surface de l'exopodite P 5 ♀, il n'y a pas davantage de touffes de poils à l'article basal de A 2, l'ornementation furcale est moins prononcée. La présence de ces caractères chez les *fulvus* doit-elle être considérée comme un apport morphologique nouveau, une ornementation sans signification, surgie « au hasard », ou au contraire serait-elle un vestige dénotant des articulations disparues ? On peut rapprocher ces structures des rangées transversales qui se voient sur les premiers articles des pattes natatoires du côté externe, des dispositions discontinues des franges de spinules qui longent les endopodites des P 1 ou leurs articles basaux, ainsi que des fines brosses de poils que l'on repère au fort grossissement sur le côté antérieur de ces derniers. Il ne semble pas que l'on puisse à l'heure actuelle entrevoir une réponse quelconque à la question posée.

Il convient d'effleurer encore ici quelques questions qui surgissent à la limite de cette étude et qui se groupent autour de l'hétérogénéité des espèces.

D'après une opinion émise par REMANE, la différence dans les degrés

de différenciation des deux espèces — *brevicornis* et *fulvus* — serait due aux écarts dans la chronologie des migrations en fonction des changements climatiques intervenus dans des époques géologiques récentes : une différenciation moins poussée serait le témoignage d'un peuplement plus récent.

Cette conception s'impose facilement, mais j'estime qu'elle devrait être complétée en prenant en considération l'influence possible de facteurs qui ont pu et peuvent avoir une action inégale suivant les latitudes et après le peuplement des côtes respectives. On peut ainsi supposer que dans la région méditerranéenne un ensemble de facteurs extérieurs ait pu agir plus énergiquement en imprimant à l'espèce *fulvus* une plus grande richesse dans l'ornementation et en provoquant en même temps une différenciation plus importante en formes locales. Je pense qu'en dehors des facteurs physiques du milieu extérieur, une densité différente des populations des deux régions, liée à l'étroitesse plus ou moins grande des zones de peuplement respectives, a pu jouer un rôle important dans l'établissement des différences spécifiques et intraspécifiques. Les quelques essais de mise en évidence d'une hétérogénéité écologique révèlent une plasticité génétique suffisamment grande chez les *Tigriopus* pour que la sélection puisse avoir prise et créer une diversité intraspécifique à l'échelle géographique, là où des conditions particulières le permettent. L'inégalité des valences pourrait fournir, peut-être, quelques indications sur le cheminement passé des espèces. Le sens de ces inégalités ne saurait être considéré comme un effet de facteurs secondaires, car il est bien défini. Une analyse cytologique serait souhaitable, mais il n'est pas sûr qu'elle puisse donner des renseignements d'une grande portée. Il est en même temps intéressant de comparer la différenciation relativement très poussée des *Tigriopus* avec l'identité presque complète entre les représentants septentrionaux et méditerranéens d'autres espèces d'Harpacticoïdes, comme dans le cas de *Tisbe furcata*, étudié par BATTAGLIA.

Mais ces questions sont liées à un problème plus vaste. La localisation si spéciale des *Tigriopus* qui ont été poussés vers les niveaux les plus élevés que possible — dans un travail faunistique BREHM les cite parmi des animaux trouvés dans un lac des Andes — est aussi frappante que ne l'est, dans le sens contraire, celle des Copépodes psammophiles. Si d'un côté on voit dans l'épanouissement de cette riche gamme de formes, allant des espèces très évoluées jusqu'à celles

qui ont subi des réductions de toute sorte, l'œuvre des grands barages climatiques et géographiques qui surgirent dans le passé, on ne devrait pas omettre de rechercher les facteurs précis ayant pu orienter les préférences écologiques des individus à travers tous les changements extérieurs auxquels une espèce donnée a dû faire face. L'étude des propriétés physiologiques fondamentales et de leur évolution pourrait sans doute permettre de mieux préciser les rapports entre les aspects écologiques et géographiques de l'évolution des espèces.

RÉSUMÉ

Les recherches effectuées sur le genre *Tigriopus* ont eu pour but d'élucider les rapports systématiques qui peuvent exister entre les différentes populations représentant ce genre sur les côtes d'Europe et des régions méditerranéennes limitrophes. L'intérêt du sujet vient du fait de la continuité dans le peuplement des côtes, permettant d'envisager *a priori* l'existence d'une diversité systématique dont l'importance dépasse le cadre spécial de la taxinomie du groupe. La stabilité des caractères et les propriétés biologiques de ces Copépodes en font un excellent matériel d'étude.

Les *Tigriopus* d'Europe et de la région méditerranéenne étaient considérés jusqu'ici comme appartenant à une unique espèce, désignée par trois noms spécifiques supposés synonymes : *brevicornis*, O. F. Müller, *lilljeborgi* Norman et *fulvus* Fischer.

Pour des raisons de priorité, j'ai éliminé le nom de *lilljeborgi*. Il restait à éclaircir la signification taxinomique des deux autres termes par une étude minutieuse d'échantillons représentant des régions aussi distantes que possible et de vérifier ainsi la légitimité de cette unité spécifique ; ensuite, il convenait de chercher l'existence éventuelle de rapports systématiques intraspécifiques entre populations. Quelques indications sommaires (VAN DOUWE, MONARD, MISTAKIDIS) faisaient en effet état de « variétés » méditerranéennes (« *adriatica* » et « *algerica* ») et anglaises (« *northumbriensis* »).

La méthode d'investigation employée était morphologique et expérimentale. Il était nécessaire de refaire une étude poussée jusqu'aux plus fins détails de la morphologie des différents échantillons et de vérifier la portée des différences notées par l'étude des affinités géné-

tiques des souches. Des souches de Norvège, de Suède, d'Angleterre, de la région de Roscoff et d'Espagne ont représenté les côtes Nord et Ouest de l'Europe ; des souches de Villefranche, Livourne, Capri, Sorrente et Alger celles de la Méditerranée ; la souche de Madère a été aussi étudiée.

Les souches d'origine septentrionale et occidentale ont montré une similitude complète, justifiant leur classement en une seule espèce. La « variété *northumbriensis* » ne peut être retenue, les différences morphologiques d'après lesquelles on croyait pouvoir la définir ne reposaient que sur des erreurs d'observation et d'interprétation ; ainsi, par exemple, le nombre d'articles de l'exopodite A 2 peut exceptionnellement être aberrant et n'autorise d'aucune façon l'introduction d'une quelconque catégorie taxinomique à signification géographique.

Les souches méditerranéennes appartiennent à un autre type morphologique par une série de caractères, le plus saillant étant la structure de la P 5 de la femelle. Mais à l'intérieur de ce type on observe une grande variété de formes ; ainsi on peut aisément distinguer la forme d'Alger de celle de Villefranche par des détails morphologiques, tel le rapport des longueurs des soies apicales des deux rames de la P 5. Entre souches plus proches, on constate la transition par des mesures biométriques de ces deux soies. La forme de Madère appartient au même type méditerranéen et est proche de celle d'Alger. Toutefois, il n'est pas possible de discerner de sous-espèces au sein de ce type, car les transitions sont imperceptibles, sans coupure dans la série des formes, ce qui est particulièrement bien visible dans la série Villefranche, Livourne-Sorrente-Alger. Il est d'ailleurs naturel de s'attendre à une variation continue chez des espèces qui peuplent les côtes rocheuses d'une façon pratiquement ininterrompue.

J'ai proposé de garder les deux dénominations, *brevicornis* Müller et *fulvus* Fischer pour désigner les deux espèces, étant donné que les auteurs qui ont créé ces noms avaient étudié des échantillons différents, provenant de ces deux aires géographiques.

Les espèces *brevicornis* et *fulvus* s'insèrent donc dans une série naturelle qui va du *T. californicus* des côtes américaines au *T. minutus* n. sp. dont j'ai donné la description différentielle et qui caractérise la côte équatoriale ouest de l'Afrique. La taille décroît, ainsi que le nombre des soies de la P 5 ♀, tandis que la richesse en détails ornementaux trouve son maximum dans la région méditerranéenne. Les différents

caractères obéissent à des gradients plus ou moins uniformes, ce qui mène à l'utilisation de la notion de cline créée par HUXLEY. Compte tenu de la continuité dans la variation morphologique, les espèces étudiées du genre *Tigriopus* présentent une différenciation intraspécifique plus ou moins poussée, n'ayant toutefois pas pu aboutir au polytypisme.

L'exactitude des observations morphologiques a été confirmée par les résultats des hybridations. Les croisements entre souches septentrionales ou occidentales réussissent sans aucune difficulté en donnant des descendants normaux et nombreux. Par contre, entre ces dernières et les souches méditerranéennes, l'hybridation est impossible. Entre souches méditerranéennes, les hybridations sont toujours possibles, mais les résultats ne sont satisfaisants qu'entre souches très proches (par exemple Villefranche $\times$ Livourne) ; les souches des points extrêmes sont pratiquement interstériles, quoique on obtienne toujours des nauplius (par exemple Villefranche $\times$ Alger). Dans l'ensemble, les résultats sont très nuancés, plus ou moins bons suivant la distance qui sépare les points d'origine des souches. Les *Tigriopus* de Madère donnent d'assez bons résultats avec ceux d'Alger. En même temps, on constate que le sens du croisement joue un rôle, la valence relative étant variable suivant les souches. Ainsi, en prenant comme référence les valences des femelles, on peut établir les régularités suivantes : Villefranche, Livourne $>$ Sorrente ; Alger $>$ Villefranche ; Sorrente, puis Madère $>$ Alger. Le cas Madère-Villefranche est assez particulier et moins clair. D'autre part, dans la mesure où on obtient des éclosions, on trouve le rapport : souches nord-occidentales $>$ souches méditerranéennes.

L'ensemble de ces résultats confirme la légitimité de la coupure systématique opérée entre les espèces *brevicornis* et *fulvus*, et révèle l'existence d'une plus grande hétérogénéité chez l'espèce méditerranéenne, où une disposition continue se dessine aussi sur le plan des affinités génétiques.

Enfin, en poussant à l'extrême limite la recherche de l'hétérogénéité, j'ai essayé d'en déceler les signes au niveau des populations d'un même point géographique. Par des tests physiologiques concernant le comportement rhéotactique, la résistance à la dessalure et au KCN. j'ai mis en évidence une certaine diversité dans ces propriétés sur deux souches prélevées à deux niveaux différents et élevées au labo-

ratoire. On ne peut ainsi exclure la possibilité que des populations à caractères quelque peu différents ne puissent se constituer d'une façon plus ou moins durable, correspondant à des conditions des micromilieus différents.

On observe une grande variabilité dans le nombre des spinules des appendices natatoires et quelques indices permettent de supposer l'existence d'une régularité dans la manifestation de ce caractère. Toutefois, des recherches spéciales devraient être consacrées à cette question.

On peut conclure que le genre *Tigriopus*, pauvre en espèces et très homogène, présente une plus grande diversité dans la région méditerranéenne. Ceci serait explicable par un peuplement plus tardif des côtes occidentales et nordiques de l'Europe, mais aussi par l'action plus intense des facteurs évolutifs sur les populations méditerranéennes, leur moindre densité en étant l'un des plus importants. Mais en même temps, on peut se poser la question des facteurs qui ont agi au cours de l'évolution du genre en le localisant dans une zone où le maintien est conditionné par des propriétés physiologiques exceptionnelles.

BIBLIOGRAPHIE

1912. ALLEE (W. C.). — An experimental analysis of the relation between physiological states and rheotaxis in Isopoda. (*Journ. exp. Zool.*, vol. 13, p. 269).
1914. — Certain relations between rheotaxis and resistance to potassium cyanide in Isopoda. (*Journ. exp. Zool.*, vol. 16, p. 397).
1954. BACCI (G.). — Alcuni rilievi sulle faune di acque salmastre. (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, vol. XXV, fasc. 2).
1953. BACCI (G.) et LA GRECA (M.). — La differenziazione intraspecifica di *Ophryotrocha puerilis* (Clap. e Mecz.) nel Mediterraneo e nell'Atlantico. (*Boll. di Zoologia*, vol. XX, nos 4-5-6, p. 93).
1912. BAKER (C. F.). — Notes on the crustacea of Laguna Beach. (*First ann. Rep. Laguna Mar. Lab. California*, p. 110).
1946. BALDI (E.). — Isolamento e differenziazione in popolazioni planctiche di acque dolci. (*Experientia*, vol. 11-12).
1950. — Phénomènes de microévolution dans les populations planctoniques d'eau douce. (*Vierteljahrsschrift Natursf. Ges. Zürich*, XCV, p. 89).
1954. BARR (A. R.). — Hybridization experiments with some american dark-winged anophelines. (*Exper. Parasitol. USA*, 3, n° 5, p. 445).
- 1952-53. BATTAGLIA (B.). — Notizie sistematiche e biometriche sul genere *Porcellidium* (Copepoda Harpacticoida). Le popolazioni del golfo di Napoli.

- Nota preliminare. (*Atti Ist. veneto Sci. Lett. Arti*, Cl. Sci. nat. (1952-1953), III, p. 77).
1954. — Differenziamento stagionale e geografico in popolazioni naturali di un Copepode bentonico marino (*Porcellidium fimbriatum* Claus). (*Arch. Oceanog. e Limn.*, vol. X, fasc. 3, p. 151).
1955. BATTAGLIA (B.) et PULZE (E.). — Adattamento e incipiente isolamento intraspecifico in un Copepode Harpacticoide della laguna veneta. (*Rendiconti Accad. Naz. Lincei*, Ser. VIII, vol. XVIII, fasc. 4).
1934. BLUM (M. F.). — L'orientation du copépode *Harpacticus fulvus* sous l'influence de la lumière. (*Arch. int. Physiol.*, **38**, pp. 1-8).
1948. BOCQUET (C.). — Recherches sur les *Porcellidium* (Copépodes) de Roscoff. (*Arch. Zool. exp. gén.*, t. **85**, fasc. 4, p. 237).
1951. — Recherches sur *Tisbe* (= *Idyaea*) *reticulata* n. sp. Essais d'une analyse génétique du polychromatisme d'un copépode Harpacticoïde. (*Arch. Zool. exp. gén.*, t. **87**, p. 335).
1953. — Modalités et mécanismes de la spéciation chez deux crustacés marins. (*Bull. Soc. Zool. France*, LXXVIII, n° 4, p. 276).
1940. BOHN (G.). — Perturbations du phototropisme chez les animaux aquatiques placés dans des tubes étroits de quartz ou de verre. (*C. R. Soc. Biol.*, **133**, p. 655).
1953. BOZIC (B.). — Essais d'hybridation entre deux formes rapportées jusqu'ici à l'espèce *Tigriopus fulvus* Fischer (Copépodes Harpacticoïdes). (*C. R. Acad. Sc.*, t. **237**, pp. 1568-1569).
- 1955 a. — Nouveaux essais d'hybridation entre plusieurs formes appartenant au genre *Tigriopus* Norman (Copépodes Harpacticoïdes). (*C. R. Acad. Sc.*, t. **241**, pp. 1085-1087).
- 1955 b. — Sur la forme septentrionale du genre *Tigriopus* Norman (Copépodes Harpacticoïdes). (*C. R. Acad. Sc.*, t. **241**, pp. 1177-1178).
1957. — Recherches taxonomiques sur des formes du genre *Tigriopus* Norman. (Colloque International de Biologie Marine, 1956. Station Biologique de Roscoff. *Ann. Biol.*, t. **33**, fasc. 5-6, p. 269).
1935. BREHM (V.). — Mitteilungen von den Forschungsreisen Prof. Rahms. III. Copepoden aus Cajon de Plomo in der Kordillere von Santiago, 3330 m. (*Zool. Anz.*, **112**, p. 77, fig. 4-6).
1912. BRIAN (A.). — I Copepodi Harpacticoïdi del Golfo di Genova. (Studi del Laboratorio marino di Quarto dei Mille presso Genova).
1935. CHAPPUIS (P. A.). — Mission scientifique de l'Omo. III. Harpacticoïdae. (Museum Nat. d'Hist. Naturelle, Mission Scientifique de l'Omo., 3, p. 286).
1913. CHILD (C. M.). — Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. V. The relation between resistance to depressing agents and rate of metabolism in *Planaria dorotocephala* and its value as a method of investigation. (*Journ. exp. Zool.*, vol. **14**, pp. 153-206).
1919. — The effect of Cyanides in Carbon Dioxide production and on susceptibility to lack of oxygen in *Planaria dorotocephala*. (*Amer. Journ. Physiol.*, XXIX).
1936. CUÉNOT (L.). — L'espèce. Doin & C^{ie}, Paris.

1953. DEMEUSY (N.) et VEILLET (A.). — Sur l'existence de deux populations de *Carcinus maenas* Pennant et sur les caractères morphologiques qui les distinguent. (*C. R. Acad. Sc.*, t. **236**, n° 10, p. 1088).
1913. DOUWE (C. VAN). — *Tigriopus fulvus* Fischer, var. *adriatica*, ein typischer Rock pools-Copepode. (*Biol. Centralblatt*, Leipzig, **33**, p. 256).
1938. FAGE (L.). — Leçon d'ouverture (*Bull. Muséum Nat. d'Hist. Nat.*, 2^e s., 10, n° 2, p. 139).
1860. FISCHER (S.). — Beiträge zur Kenntniss der Entomostracen. (*Abd. d. Kön. Bay. Akad. d. Wiss.*, Bd **8**, p. 656, pl. I, fig. 30-33 ; pl. II, fig. 34-39).
1936. FOX (H. M.). — The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes. (*Proc. Zool. Soc. London*, 1936, pp. 945-955).
1937. FOX (H. M.) et WINGFIELD (C. A.). — The activity and metabolism of poikilothermal animals living in different latitudes. II. (*Proc. Zool. Soc. London*, **107**, ser. A. pp. 275-282).
- 1936 a. FRASER (J. H.). — The distribution of rock pool copepods according to tidal level. (*Journ. Animal Ecology*, **5**).
- 1936 b. — The occurrence, Ecology and life History of *Tigriopus fulvus* (Fischer). (*Journ. Mar. Biol. Assoc.*, XX, n. s., p. 523, 1935-1936).
1926. GUIGLIA (D.). — Sullo sviluppo larvale del *Tigriopus fulvus* (Fischer). (*Boll. dei Mus. di Zool. e Anat. Comparata, Università di Genova*, 2^e sér., n° 3, p. 11).
1942. GUYÉNOT (E.). — L'hérédité, Doin & C^{ie}, Paris.
1954. HENDEY (N. J.). — Note on the Plymouth « Nitzschia » culture. (*J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **33**, pp. 335-339).
1889. HERDMANN (W. A.). — Third annual report of the Liverpool Marine Biological Station on Puffin Island. (Fauna of Liverpool Bay, pp. 13-15).
1939. HUXLEY (J. S.). — Clines : an auxiliary method in taxonomy. (*Bijdr. Dierk.*, **27**, pp. 491-520).
1942. — Evolution. The modern synthesis (Harper et Broth., N-Y, London).
1914. ISSEL (R.). — Vita latente per concentrazione dell'acqua e biologia delle pozze di scogliera. (*Mitt. a. d. Zool. Sta. zu Neapel*, Bd **22**).
1927. KOZMINSKI (Z.). — Ueber die Variabilität der Cyclopiden aus dem *strenuus*-Gruppe auf Grund von quantitativen Untersuchungen. (*Bull. Acad. Cracovie*, suppl. I).
1932. KRUMBIEGEL (I.). — Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. (*Zool. Jahrb.*, Abt. System., **63**, p. 183).
1948. LANG (K.). — Monographie der Harpacticiden, Lund.
1955. LECLERCQ (J.). — Recherche de sous-races bionomiques chez *Tenebrio molitor* L. (Insecte, Coléoptère). (*Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, **24**, n°s 2-3, p. 60).
1923. LEGENDRE (R.). — Variations de concentrations des ions hydrogènes de l'eau des mares supralittorales à *Harpacticus fulvus*. (*C. R. Soc. Biol.*, **89**, p. 722).
1954. LIGHT (J. F.). — Intertidal Invertebrates of the Central California Coast. (Univ. of Calif. Press, Berkeley, Los Angeles).
1853. LILLJEBORG (W.). — De Crustaceis ex ordinibus tribus in Scania occurrentibus, Lund.

1927. LOWNDES (A. G.). — Some Observations and Experiments on the Spine-formulae of *Cyclops*. (*Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. IX, vol XIV, p. 166).
1928. — The result of breeding experiments and other observations on *Cyclops vernalis* Fisch. and *Cyclops robustus* C.O. Sars. (*Int. Rev. d'Hydrobiol.*, Bd 21, pp. 171-188).
1932. — The result of further breeding experiments on four species of *Cyclops*. (*Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. X, vol. IX, p. 265).
1927. LWOFF (A.). — Le cycle du pigment carotinoïde chez *Idya furcata* (Baird) (Copépode Harpacticoïde). (*Bull. Biol. France-Belgique*, 61, p. 193).
1955. MARSHALL (S. M.) et ORR (A. P.). — The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). (Oliver et Boyd, Edinburg, London).
1942. MAYR (E.). — Systematics and the origin of species. (Columbia University Press).
1949. MISTAKIDIS (M.). — A new variety of *Tigriopus lilljeborgii* Norman. (*Dove Marine Laboratory Report*, 3^e sér., n° 10, p. 55).
- 1935 a. MONARD (A.). — Note préliminaire sur la faune des Harpacticoïdes marins d'Alger. (*Station d'Aquiculture et de Pêche de Castiglione*, 1935, fasc. I, p. 45).
- 1935 b. — Les Harpacticoïdes marins de la région d'Alger et de Castiglione. (*Station d'Aquiculture et de Pêche de Castiglione*, fasc. II, p. 82).
1942. MOORE (J. A.). — The role of temperature in speciation of frogs. (*Biol. Symposia*, 6, pp. 189-213).
- 1946 a. — Hybridization between *Rana palustris* and different geographical forms of *Rana pipiens*. (*Proc. Nat. Acad.*, 32, p. 209).
- 1946 b. — Incipient intraspecific isolating mechanisms in *Rana pipiens*. (*Genetics*, 31, n° 3, pp. 304-326).
1949. — Geographic variation of adaptive characters in *Rana pipiens* Schreber. (*Evolution*, 1).
1776. MULLER (O. F.). — Zoologica danica prodromus. (Havniae).
1868. NORMAN (A. M.). — Shetland final dredging report. Part. II. On the Crustacea, Tunicata, Polyzoa, Echinodermata, Actinozoa, and Porifera. (*Brit. Assoc. Report*, p. 296).
1946. PAULIAN DE FELICE (L.). — Les Isopodes Oniscoïdes des Archipels Atlantiques (Contribution à l'étude du peuplement des Iles Atlantides) (*Mémoires Soc. de Biogéographie*, VII, p. 245).
1950. PEARSE (A. S.). — The Emigration of animals from the sea. (Dryden, N. Y.).
1936. PICTET (A.). — La zoogéographie expérimentale dans les rapports avec la génétique. (*Mém. Musée Hist. nat. Belgique*, sér. 2, n° 3, pp. 233-282).
1937. — Sur des croisements de races géographiques de Lépidoptères de pays très éloignés. (*Mitt. Schweiz. ent. Ges.*, 16, pp. 706-715).
1946. PORA (E. A.). — Problèmes de Physiologie animale dans la mer Noire. (*Bull. Inst. Océanog.*, n° 903).
1929. PRENANT (M.). — Remarques sur les conditions écologiques dans les estuaires. (*Bull. Soc. Zool. France*, 54, pp. 210-212).
1955. PROSSER (C. L.). — Physiological variation in animals. (*Biol. Rev.*, 30, n° 3, pp. 229-262).

1957. RANADE (M. R.). — Observations on the resistance of *Tigriopus fulvus* (Fischer) to changes in temperature and salinity. (*J. Mar. Biol. Ass.*, **36**, pp. 115-119).
1942. REED (S. C.), WILLIAMS (C. M.) et CHADWICK (L. E.). — Frequency of wing beats as a character for separating species, races and geographical varieties of *Drosophila*. (*Genetics*, **27**, p. 349).
1934. REMANE (A.). — Die Brackwasserfauna. (*Verh. Deutsche Zool. Ges.*, vol. 36, p. 34).
1952. RICKETTS (E. F.) et CALVIN (J.). — Between Pacific Tides (Stanford Univ. Press, Stanford, California).
1929. ROSE (M.). — La question des tropismes (Presses Universitaires de France).
1930. RZOSKA (J.). — Biometrische Studien über die Variabilität einer Cyclopideengruppe. (*Archives d'Hydrobiolog. et d'Ichtyolog.*, nos 3-4).
1911. SARS (G. O.). — An account of the crustacea of Norway (vol. V). Bergen.
1938. SHAW (T. H.). — Some observations on the life history of a tidepool Copepod, *Tigriopus fulvus* (Fischer). (*Bull. Fan. memorial Inst. Biol. Peiping, Zool.*, **8**, p. 9).
1951. SLÁDEČEK (V.) et ŘEHÁČKOVÁ (V.). — A morphometrical study of *Cyclops* (Diacyclops) *lanquidoides* Lilljeborg (Crustacea, Copepoda). (*Věstník. Čsl. Zoologické Společnosti*, XV, p. 125).
1936. STRASBURGER (E. H.). — Ueber Störungen der Entwicklung bei Kreuzungen von *Epilachna chrysomelina* F. mit *Epilachna capensis* Thunb. (*Z. i. A. V.*, **71**, pp. 538-545).
1954. TAIT (E. M.). — Some experiments in crossbreeding of the coreid bug, *Therapsus* sp. (*Bull. entomol. Res.*, **45**, n° 3, p. 433).
1939. TAKEDA NOBUYUKI. — Sex determination and sex differentiation in the marine copepod, *Tigriopus japonicus* Mori. I. The influence of potassium chlorate (a preliminary note). (*Zool. Mag. Tokyo*, **51**, p. 1).
1952. TEISSIER (G.). — Dynamique des populations et taxonomie. (*Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, t. LXXXIII, fasc. 1, p. 23).
1928. THIENEMANN (A.). — *Mysis relicta* im sauerstoffarmen Tiefenwasser der Ostsee und das Problem der Atmung im Salzwasser und Süßwasser. (*Zool. Jahrb., Physiol.*, vol. 45, p. 371).
1934. WIERZBICKA (M.). — Les résultats du croisement de certaines formes du groupe de *Cyclops strenuus* (sensu lato). (*Mém. Acad. Polon. Cracovie*, **6**, p. 189).
1936. ZIMMERMANN (K.). — Die geographische Rassen von *Epilachna chrysomelina* F. und ihre Beziehungen zu *Epilachna capensis* Thunb. (*Z. i. A. V.*, **71**, pp. 527-537).

APPENDICE

TABLEAUX DES EXPÉRIENCES

Tableau 3. Croisements $\text{I} \Lambda \times \text{I} \delta \text{V}$ (Janvier-Juin 1955).

	Nombre de φ ov.	18-II	22-II	16-III	4-IV	20-IV	16-V	21-VI
1	2	+						
2	2	++	+	+	1 C	+		
3	2	1 N	+	++	++ 1 C			
4	2	+	+	++	++	1 C		

Tableau 4. Croisements $\text{I} \text{V} \times \text{I} \delta \Lambda$ (Janvier-Juin 1955).

	1	2	3	4
1	1			
2	1			
3	1		+	++
4	1		1 N	++

Tableau 5. --- CROISEMENTS ♀ A × ♂ V (Septembre 1956-Avril 1957).

	26-IX	27-IX	28-IX	30-IX	2-X	8-X	11-X	27-X	9-XI	13-XI	26-XI	30-XII	31-I	5-IV
1	—	+	+	+	+	+	++	++	+	+	+	+	++	CC
2	+	+	+	++	++	++	++	+	+	1 N	1 N	—	1 N	—
3	—	—	—	—	—	—	1 N	+	♀ morte	—	—	—	—	—
4	++	+	++	++	++	++	++	+	+	+	++	+	++	—
5	—	—	+	1 N	1 N	1 N	2 N	+	+	++	++	—	♀ morte	—
6	—	—	—	—	—	1 N	1 N	1 N	—	♀ morte	—	—	—	—
7	—	—	++	+	+	+	1 N	+	—	♀ morte	—	—	—	—
8	—	—	—	+	+	2 N	1 N	—	—	♀ morte	—	—	—	—

Tableau 6. — CROISEMENTS ♀ V × ♂ A (Septembre-Octobre 1956).

	26-IX	27-IX	28-IX	30-IX	2-X	8-X	11-X
1	1 ^{er} sac rejeté	1 ^{er} sac non éclos	1 ^{er} sac non éclos	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac rejeté	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac non éclos	sacs non éclos	sacs non éclos
2	»	»	»	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac rejeté	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac non éclos	»	»
3	»	»	»	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac rejeté	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac non éclos	»	»
4	—	1 ^{er} sac rejeté	»	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac rejeté	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac non éclos	»	1 N
5	1 ^{er} sac rejeté	1 ^{er} sac non éclos	»	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac rejeté	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac non éclos	»	sacs non éclos
6	»	»	»	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac rejeté	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac non éclos	»	»
7	—	1 ^{er} sac rejeté	»	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac rejeté	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac non éclos	»	»
8	—	»	»	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac rejeté	1 ^{er} sac non éclos 2 ^e sac non éclos	»	»

Tableau 7. -- CROISEMENTS ♀ A × ♂ S (Mars-Juin 1955).

	Nombre de ♀ ov.	18-III	4-IV	20-IV	16-V	21-VI
1	2	+	-	-	-	-
2	2	++	++	++	2 N	-
3	2	++	++	++	+	-

Tableau 8. -- CROISEMENTS ♀ S × ♂ A (Mars-Juin 1955).

1	2	-	-	-	-	-
2	2	-	-	-	-	-

Tableau 9. — CROISEMENTS ♂ — A (Juin-Août 1955).

	Nombre de ♀ ov.	17-VI	23-VI	15-VII	10-VIII
♀ A x ♂ S	8	++	++	++C	C
♀ S x ♂ A	13				

Tableau 10. — CROISEMENTS ♀ L x ♂ V (Février-Mai 1955).

	Nombre de ♀ ov.	18-II	22-II	16-III	4-IV	16-V
	2	++	++	CC	AA	AA

Tableau 11. — CROISEMENTS ♀ V x ♂ L (Février-Mai 1955).

1	2	+	+	C	A	AA
2	2	+	+	C	A	AA

Tableau 12. — CROISEMENTS ♀ V × ♂ S (Février-Juin 1955).

	Nombre de ♀ ov.	18-II	18-III	4-IV	21-IV	16-V	21-VI
1	1	—	+ +, C	C, 1 ep.	C, 2 ep.	C	—
2	1	—	+ +, C	C, 1 ep.	C	C	2 ep.
3	2	—	+ +, C	C, 1 ep.	C	C	—
4	2	—	+ +, C	C, 1 ep.	C	C	C
5	3	—	+ +, C	C, 1 ep.	C	C	ep.

Tableau 13. — CROISEMENTS ♀ S × ♂ V (Février-Juin 1955).

1	2	—	+	+	+	—	1 N
2	3	—	+	+	+	—	—
3	3	—	+	+	—	—	1 N
4	3	—	+	+	—	—	—
5	3	—	+	+	+ , 1 C	1 C	—

Tableau 14. — CROISEMENTS V — S (Juin-Août 1955).

	Nombre de ♀ ov.	17-VI	23-VI	15-VII	10-VIII
♀ V × ♂ S	15	+ +, C	+ +, C, 1 ep.	C, A A	A A ♂ et ♀ ov.
♀ S × ♂ V	19	+	+	+ + +	+ + +, C

Tableau 15. — CROISEMENTS ♀ L × ♂ S (Février-Juin 1955).

	Nombre de ♀ ov.	18-II	22-II	17-III	4-IV	20-IV
1	2	—	—	—	—	—
2	2	L +	+ +	C	C	C, A
3	2	+ +, 1 C	+ +, 1 C	—	—	—
4	2	2 C	+ +, 1 C	C	C	C, A
5	2	+ +	+ +	—	—	—
6	2	—	+ +	C	C	C, A
7	3	+ +	+ +	—	—	—

Tableau 16. — CROISEMENTS ♀ S × ♂ L (Février-Juin 1955).

	Nombre de ♀ ov.	18-II	22-II	17-III	4-IV	20-IV	16-V
1	2	—	++	++	—	—	—
2	2	—	+	—	—	—	—
3	2	—	++	1 N	1 N	1 N	—
4	2	—	++	1 N	++	1 N	—
5	2	+	++	++	+	1 N	—

Tableau 17. — CROISEMENTS L — S (Juin-Juillet 1955).

	Nombre de ♀ ov.	17-VI	23-VI	15-VII
♀ L × ♂ S	5	C, ep, A	A	A
♀ S × ♂ L	17	++	++	++ , C

Tableau 18. --- CROISEMENTS ♀ M × ♂ A (Mars-Août 1955).

	Nombre de ♀ ov.	18-III	4-IV	20-IV	16-V	21-VI	10-VIII
1	2	+ + + +, C	+ + + +, C	+ +, CC	+ +, CCC	1 C	—
2	2	+ + + +, CC	+ + + +, CC	+ +, CC, ep.	+ +, CCC, ep.	A A ♂ et ♀	A A
3	2	+ + + +, CC	+ + + +, CC	+ +, CC, ep.	+ +, CCC, ep.	A A ♂ et ♀	A A
4	2	+ + + +, CC	+ + + +, CC, 1 ep.	CC, ep.	CC, ep.	A A ♂ et ♀	A A

Tableau 19. --- CROISEMENTS ♀ A × ♂ M (Mars-Août 1955).

1	2	+ + + +	+ + + +	+ + + +, C	CC	CC	CC
2	2	+ + + +	+ + + +	+ + + +	+ +, CC	—	—
3	1	+ + + +	+ + + +	+ + + +	+ +	—	—

Tableau 20. — CROISEMENTS ♀ M × ♂ V (Février-Juin 1955).

	Nombre de ♀ ov.	18-II	22-II	17-III	4-IV	20-IV	16-V	21-VI
1	2	+	+	+	++	++	1 N	1 N
2	2	++	+	++	++	1 N	—	—
3	2	++	++	++	++	++	—	—

Tableau 21. — CROISEMENTS ♀ V × ♂ M (Février-Juin 1955).

	2	—	+	1 N	+, 1 C	1 C	—
1	2	—	—	—	—	—	—
2	2	—	—	—	—	1 C	—
3	2	—	—	—	—	—	—

Tableau 22. — CROISEMENTS ♀ M × ♂ V (Novembre 1956-Avril 1957).

	Nombre de ♀ ov.	9-XI	13-XI	20-XI	30-XII	31-I	5-IV
1	2	+	+	++	+	++	—
2	1	+ pas forts	1 N	—	—	—	—
3	1	++	+	++	++	1 N	—
4	1	++	Restes d'un sac +	+	Restes de sacs, 1 N	—	—
5	1	—	Restes d'un sac +	++	+	1 N	—

Tableau 23. — CROISEMENTS ♀ V × ♂ M (Novembre 1956-Avril 1957).

	2	Sac rejeté 1 N	Sac éclos à demi N presque inertes	Sacs non éclos	Sacs non éclos	—	—
1	2	+	Sac non éclos +, pas forts	++	++	+	1 C
2	2	+	Restes d'un sac +, presque inertes	Restes d'un sac, +	Sacs non éclos	—	—
3	1	+ pas forts	+, pas forts	+	Sacs non éclos	—	—
4	2	++	Sac non éclos 1 N presque inerte	1 N	1 C	1 C	—

Tableau 24. — CROISEMENTS ♀ M × ♂ V (Août-Octobre 1955).

	Nombre de ♀ ov.	30-VIII	19-IX	6-X
1	2	++	++	—
2	2	++	+	—
3	3	++	+	++
4	2	+	—	—
5	2	++	+	+
6	2	++	++	+
7	2	++	—	—
8	2	++	+	—
9	2	+—	++	++
10	3	++	+	—

Tableau 25. — CROISEMENTS ♀ V × ♂ M (Août-Octobre 1955).

1	2	++	C	CC, A ♂
2	2	—	—	—
3	2	—	—	—
4	2	+	—	—
5	2	+	CC	1 C, A ♂
6	2	—	—	—
7	2	+	+, C	CC, A ♂
8	2	—	—	—
9	2	—	—	—

Tableau 26. — CINQ EXPÉRIENCES SUR LE RHÉOTACTISME DES SOUCHES S ET I D'ÉLEVAGE (du 10 au 15 Juillet 1955).

	Essais souches S					Essais souches I				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
1	8	12	1	3	8	13	18	6	13	14
2	8	7	1	8	4	13	13	5	11	15
3	8	13	2	4	6	7	12	7	9	12
4	9	6	4	8	4	13	16	8	11	10
5	7	5	2	6	6	10	13	9	11	9
6	2	8	4	4	15	9	12	12	7	18
7	3	10	9	9	6	6	15	11	16	13
8	4	8	6	7	14	11	15	16	12	14
9	10	5	5	14	13	6	9	11	10	12
10	10	8	7	7	8	7	12	9	13	15
Total des 10 essais	69	82	41	70	84	95	135	94	113	132

Tableau 27. — DEUX EXPÉRIENCES SUR LE RHÉOTACTISME DE DEUX SOUCHES RÉCOLTÉES DANS LA NATURE A DES NIVEAUX DIFFÉRENTS.

	Niveau supérieur		Niveau inférieur	
	I	II	I	II
1	12	10	15	15
2	9	12	12	13
3	6	12	13	15
4	9	6	11	18
5	9	6	14	19
Total des 5 essais	45	46	65	80

Tableau 28. — SIX EXPÉRIENCES SUR LA RÉSISTANCE A LA DESSALURE DES SOUCHES S ET I D'ÉLEVAGE,
A LA TEMPÉRATURE DU LABORATOIRE.

	Essais souches S							Essais souches I						
	I	II	III	IV	V	VI	Total	I	II	III	IV	V	VI	Total
1 ^{er} jour	48	50	50	50	26	47	271	32	37	31	35	21	46	202
2 ^e jour	35	35	41	46	12	32	201	16	16	16	23	7	27	105
3 ^e jour	17	15	21	31	7	12	103	—	6	6	3	2	10	27
4 ^e jour	5	3	12	16	3	1	40	—	—	1	1	2	1	5
5 ^e jour	3	—	10	5	1	—	19	—	—	—	—	—	—	—

Tableau 29. — QUATRE EXPÉRIENCES SUR LA RÉSISTANCE A LA DESSALURE DES SOUCHES S ET I D'ÉLEVAGE A UNE TEMPÉRATURE ÉLEVÉE (27°3).

	Essais souches S					Essais souches I				
	I	II	III	IV	Total	I	II	III	IV	Total
1 ^{er} jour	29	38	37	41	145	14	33	24	29	100
2 ^e jour	13	7	13	19	52	1	19	2	5	27
3 ^e jour	3	4	2	4	13	—	8	—	1	9
4 ^e jour	2	—	1	—	3	—	—	—	—	—
5 ^e jour	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tableau 30. — QUINZE EXPÉRIENCES CONCERNANT LA RÉSISTANCE AU KCN DES SOUCHES S ET I D'ÉLEVAGE.

Dates	S	I	Dates	S	I
17/XII	9	10	23/XII	3	16
18/XII	—	2	23/XII	1	9
18/XII	8	11	24/I	3	17
18/XII	4	10	4/II	3	10
20/XII	15	20	17/V	15	20
21/XII	8	19	2/VI	15	17
22/XII	3	5	30/VII	14	15
22/XII	4	5			

Tableau 31. — NOMBRE DE SURVIVANTS APRÈS ACTION DU KCN POUR DES ÉCHANTILLONS DE TROIS STATIONS DE LA RÉGION DE ROSCOFF (Juin 1956).

	Niveau supérieur	Niveau moyen	Niveau inférieur
Ile Verte	1	8	10, 12
Perharidy	1, 4,	1, 12	4, 10
Bloscon	1	4, 9, 10	7, 7, 16

Tableau 32. — RÉSISTANCE AU KCN DES SOUCHES S ET I D'ÉLEVAGE EN FONCTION DU TEMPS DE SÉJOUR DANS L'EAU DE MER PURE.

Temps de séjour	Souche S	Souche I
1 h.	8	17
48 h.	9	12
150 h.	12	11

Tableau 33. — VARIATION DE LA DENSITÉ DES SPINULES ENTRE LES MOIS DE MARS 1955 (Juin 1955 DANS UN CAS) ET Janvier 1956 DANS DES ÉCHANTILLONS DE LA RÉGION DE ROSCOFF.

Station	Mois	Nombre d'individus	Nombre total de spinules
Ile Verte.	Mars	12	1.461
	Janvier	12	1.571
Bloscon I.	Mars	6	741
	Janvier	6	760
Bloscon II.	Mars	6	777
	Janvier	6	824
Madera.	Juin	6	738
	Janvier	6	781
Per'haridy I.	Mars	6	781
	Janvier	6	789
Per'haridy II.	Mars	6	768
	Janvier	6	638

Tableau 34. — VARIATION DE LA DENSITÉ DES SPINULES DANS NEUF SOUCHES D'ÉLEVAGE, RELEVÉE DANS L'ESPACE D'UN AN.

	Septembre 1955	Août 1956	Différence
N	1087	1112	25
S	1220	1223	3
R	1053	1181	28
E	1123	1215	92
L	1221	1281	60
V	1132	1226	94
So.	1130	1275	145
M	1106	1282	175
A	1017	1221	204

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTE

Revue des travaux concernant les problèmes de la spéciation
chez les animaux marins.

Vu et approuvé :

Paris, le 8 Février 1958.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
J. PÉRÈS

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
JEAN SARRAILH

